SHOUT
SHARE
IT

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Schriftleitung
Rainer Hutterer

Band 44, Hefte 1—4, 1993 ISSN 0006-7172

Redaktionelle Mitarbeit: H. von Issendorff (Wachtberg).

Vom Band 44, 1993, erschienen

Heft 1—2 (p. 1—124)	**22. September 1993**
Heft 3—4 (p. 125—334)	**28. Dezember 1993**

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150—164, 53113 Bonn 1, F. R. Germany
Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., Bonn
ISSN 0006—7172

Verzeichnis der neuen Taxa im 44. Band

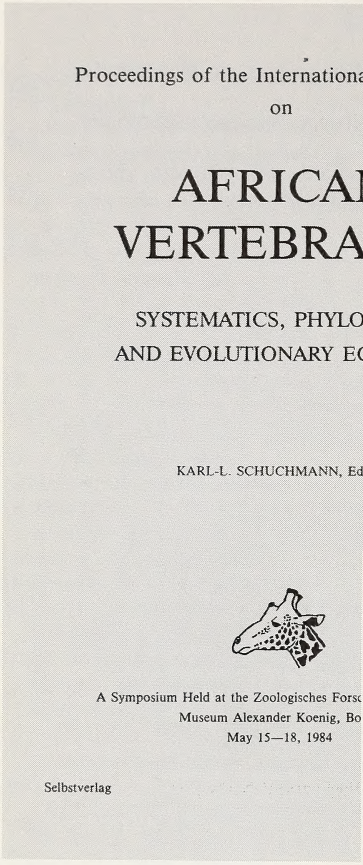
Collembola: Isotomidae	
Appendisotoma ***juliannae*** n. sp. Traser, Thibaud & Najt	222
Collembola: Neanuridae	
Deutonura ***benzi*** n. sp. Traser, Thibaud & Najt	221
Opiliones: Gonyleptidae	
Pachyloidellus ***goliath*** n. sp. Acosta	9
Diptera: Empididae	
Roederiodes ***gerecki*** n. sp. Wagner & Horvat	38
Roederiodes ***macedonicus*** n. sp. Wagner & Horvat	35
Roederiodes ***montenegrinus*** n. sp. Wagner & Horvat	35
Roederiodes ***siveci*** n. sp. Wagner & Horvat	36
Diptera: Sciaridae	
Bradysia ***compacta*** n. sp. Mohrig & Menzel	285
Bradysia ***inversa*** n. sp. Mohrig & Menzel	274
Bradysia ***zetterstedti*** n. sp. Mohrig & Menzel	287
Corynoptera ***cavipes*** n. sp. Mohrig	51
Corynoptera ***winnertzi*** n. sp. Mohrig	50
Corynoptera ***postglobiformis*** n. sp. Mohrig	52
Coleoptera: Melolonthidae	
Temnorhynchus ***kasanganus*** n. sp. Krell	252
Coleoptera: Chrysomelidae	
Sindia ***schawalleri*** n. sp. Medvedev	41
Lepidoptera: Geometridae	
Ortaliella n. g. Hausmann	226
Stueningia n. g. Hausmann	228
Stueningia poggearia ***meyi*** n. ssp. Hausmann	230
Stueningia ***wolfi*** n. sp. Hausmann	230
Stueningia wolfi ***taurica*** n. ssp. Hausmann	232
Lepidoptera: Tineidae	
Crypsithyris ***hoenei*** n. sp. Petersen & Gaedike	246
Crypsithyris ***japonica*** n. sp. Petersen & Gaedike	245
Monopis ***trapezoides*** n. sp. Petersen & Gaedike	247
Niditinea ***sinensis*** n. sp. Petersen & Gaedike	244
Aves: Glareolidae	
Cursorius cinctus ***balsaci*** n. ssp. Erard, Hémery & Pasquet	188
Cursorius cinctus ***mayaudi*** n. ssp. Erard, Hémery & Pasquet	188

Inhalt des 44. Bandes

Acosta, L. E.: El género *Pachyloidellus* Müller, 1918 (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae) 1
Acosta, L. E., T. I. Poretti & P. E. Mascarelli: The defensive secretions of *Pachyloidellus goliath* (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae) 19
Arlettaz, R., A. Lugon, P. Médard & A. Sierro: Variability of fur coloration in Savi's bat *Hypsugo* (*Pipistrellus*) *savii* (Kolenati, 1856) 293
Bordenave, D.; siehe Libois
Busse, K.: On a green pigment in the blood-serum of subadult lacustrine *Galaxias* (Pisces; Galaxiidae) 125
Corti, C.; siehe Pérez-Mellado
Demmel, U. & R. Ortmann: Die Häufigkeitsverteilung einiger Schädelbasisvarianten im Primatenstamm 69
De Vree, F.; siehe Van Cakenberghe
Erard, C., G. Hémery & E. Pasquet: Variation géographique de *Cursorius cinctus* (Heuglin, 1863) (Aves: Glareolidae) 165
Fons, R.; siehe Libois
Gaedike, R.; siehe Petersen
Hausmann, A.: Revision des *Gnophos poggearia* Lederer, 1855 Verwandtschaftskreises nebst Beschreibung zweier neuer Gattungen (Lepidoptera, Geometridae) 225
Hémery, G.; siehe Erard
Henning, F.; siehe Schottler
Jürgens, U.: Das Trojansche Klassifikationsschema emotionaler Intonation und seine Anwendung auf Totenkopfaffenlaute 141
Krell, F.-T.: Beschreibung von *Temnorhynchus kasanganus* n. sp. sowie phänogeographische und taxonomische Diskussion von *T. cribratus* Bates, 1884 (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae) 251
Lantermann, W.: Beobachtungen zum Aggressionsverhalten männlicher Blaustirnamazonen (*Amazona aestiva*) unter Volierenbedingungen 57
Libois, R., R. Fons & D. Bordenave: Mediterranean small mammals and insular syndrome: biometrical study of the long-tailed field mouse (*Apodemus sylvaticus*) (Rodentia, Muridae) of Corsica 147
Lugon, A.; siehe Arlettaz
Mascarelli, P. E.; siehe Acosta
Médard, P.; siehe Arlettaz
Medvedev, L. N. & Y. M. Zaitsev: Key to the genera of Oriental cassidine beetle larvae feeding on *Ipomoea* with description of a new species of *Sindia* (Coleoptera, Chrysomelidae) 41
Menzel, F.; siehe Mohrig
Mohrig, W.: Der Artenkreis *Corynoptera concinna* (Winnertz, 1867) (Diptera, Sciaridae) 47
Mohrig, W. & F. Menzel: Revision der paläarktischen Arten der *Bradysia brunnipes*-Gruppe (Diptera, Sciaridae) 267
Najt, H.; siehe Traser
Nieder, J.: Distribution of juvenile blennies (Pisces, Blenniidae) in small tide-pools: result of low-tide lottery or strategic habitat selection? 133
Ortmann, R.; siehe Demmel
Pasquet, E.; siehe Erard
Pérez-Mellado, V. & C. Corti: Dietary adaptations and herbivory in lactertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria) 193
Petersen, G. & R. Gaedike: Tineiden aus China und Japan, gesammelt von H. Höne (Lepidoptera: Tineidae) 241
Poretti, P. I.; siehe Acosta
Schottler, B. & F. Henning: Lautäußerungen von *Parus fasciiventer* in Zentralafrika (Aves: Paridae) 63

Sierro, A.; siehe Arlettaz
Thibaud, J.-M.; siehe Traser
Traser, G., J.-M. Thibaud & J. Najt: Deux nouvelles espèces de Collemboles (Insecta) de Hongrie 221
Van Cakenberghe, V. & F. De Vree: Systematics of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera) Part II. The *Nycteris hispida* group 299
Wagner, R. & B. Horvat: The genus *Roederiodes* Coquillett, 1901 (Diptera, Empididae: Clinocerinae) in Europe, with descriptions of four new species 33
Zaitsev, Y. M.; siehe Medvedev
Buchbesprechungen 123, 333

◀ 585 pp., DM 78,–



Proceedings of the International Symposium
on

AFRICAN
VERTEBRATES

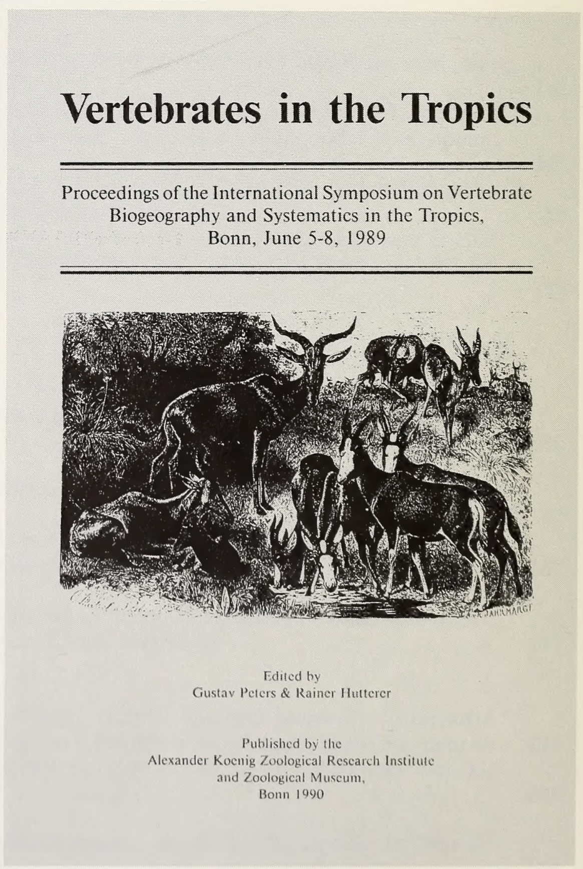
SYSTEMATICS, PHYLOGENY
AND EVOLUTIONARY ECOLOGY

KARL-L. SCHUCHMANN, Editor

A Symposium Held at the Zoologisches Forsc
Museum Alexander Koenig, Bo
May 15—18, 1984

Selbstverlag

▼ 424 pp., DM 85,–



Vertebrates in the Tropics

Proceedings of the International Symposium on Vertebrate
Biogeography and Systematics in the Tropics,
Bonn, June 5-8, 1989

Edited by
Gustav Peters & Rainer Hutterer

Published by the
Alexander Koenig Zoological Research Institute
and Zoological Museum,
Bonn 1990

Order from:

The Librarian,
Museum Alexander Koenig,
Adenauerallee 160,
D-53113 Bonn
Germany

Prepayment required
(cheque in DM drawn on
a German bank, payable to
Museum Alexander Koenig,
Bonn)

QL
1
72Z
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Band 44, Heft 1—2, 1993 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-53113 Bonn.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 22,50 DM je Heft bzw. 90,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-53113 Bonn.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 53111 Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 1—2	S. 1—18	Bonn, August 1993

El género *Pachyloidellus* Müller, 1918 (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae)

Luis Eduardo Acosta

Abstract. The Argentinian genus *Pachyloidellus* Müller, formerly regarded as junior synonym of *Acanthopachylus* Roewer, is hereby revalidated and revised. *Sphaleropachylus* Mello-Leitão is determined to be its junior synonym, from which two new combinations result: *Pachyloidellus butleri* (Thorell) (= *Pachyloidellus fuscus* Müller = *Pachylus gouldii* Weyenbergh = *Petrocchia lesserti* Mello-Leitão) and *Pachyloidellus fulvigranulatus* (Mello-Leitão). The taxonomic identity of the latter is clarified and the species is redescribed. *Pachyloidellus crassus* Roewer is transferred to *Pachylus* Koch. Finally, a new species is described: *Pachyloidellus goliath*, resulting in three valid species in the genus. *Pachyloidellus* occurs in the hills of Córdoba-San Luis in central Argentina, *P. fulvigranulatus* and *P. goliath* probably being endemic to the higher altitudinal belt each of two mountain chains. Distribution and bioecological data are added.

Key words. Opiliones, Gonyleptidae, *Pachyloidellus*, Argentina, systematics, distribution.

Introducción

Los opiliones más llamativos y de mayor tamaño que habitan la región central de la Argentina pertenecen al género *Pachyloidellus* Müller, 1918. Este nombre genérico permaneció por décadas unido a un concepto taxonómico impreciso y erróneo — llegó a incluir tres especies, hoy en géneros separados —, hasta que por último fue relegado equivocadamente a la condición de sinónimo (Soares & Soares 1954; Ringuelet 1955). En su lugar, el taxón — relativamente bien caracterizado — era referido hasta ahora con la denominación de *Sphaleropachylus* Mello-Leitão, 1926.

La historia nomenclatural del género se inicia el siglo pasado, cuando Thorell (1877) publica la descripción de *Pachylus Butleri.* En el marco de una necesaria separación genérica — el concepto de *Pachylus* era por entonces muy amplio —, Roewer (1913) incluye la especie en el nuevo género *Acanthopachylus*, junto a *Gonyleptes aculeatus* Kirby, 1819. Las diferencias entre estas dos formas llevaron a Mello-Leitão (1926) a una nueva división, que motivó la creación de *Sphaleropachylus* para la especie de Thorell. Al separar *Sphaleropachylus* de *Acanthopachylus*, Mello-Leitão consideró exclusivamente la diferente armadura del escudo dorsal del macho (las hembras tienen escudo dorsal inerme); caracteres adicionales corroboran no obstante la validez de la división. Pero empleando inadecuadamente el mismo único criterio, dicho autor describe con posterioridad otros dos géneros, ambos monotípicos: *Doelloa* (*D. fulvigranulata*) en 1930, y *Petrocchia* (*P. lesserti*) en 1933. Ringuelet (1957a, 1959) sinonimiza estos dos últimos con *Sphaleropachylus*, que pasa entonces a integrarse por tres especies; esta situación es la que se mantuvo hasta el presente.

Una cuidadosa revisión me permitió comprobar que *Sphaleropachylus* es sinónimo posterior de *Pachyloidellus*. Para las descripciones del género y de su única especie, *P. fuscus,* Müller (1918) dispuso solamente de un ejemplar hembra. De tal modo, *Pachyloidellus* quedaba definido por el escudo dorsal. los tergitos libres y el opérculo anal inermes, lo que, a juicio de Müller, lo haría comparable con *Parabalta* Roewer, 1913 y *Pachyloides* Holmberg, 1878, por cierto muy diferentes. El nombre genérico quedó por tanto ligado a un concepto equívoco, y del que únicamente se conocía una hembra. Sólo Roewer (1923) vuelve a examinar el holotipo, y el mismo autor (1929) cita material de Uruguay y de Buenos Aires, en realidad un error de identificación; luego de eso, ningún autor estudia nuevos especímenes (las varias referencias de Mello-Leitão — 1926, 1930, 1932, 1935, 1939 — son meras citas en listas, claves o comparaciones con otros géneros). Roewer proporciona también las descripciones de dos nuevas especies de *Pachyloidellus*: *P. tricalcaratus* (en 1923), descripta sobre hembras de Buenos Aires (y actual sinónimo de *Acanthopachylus aculeatus*: Ringuelet, 1955 y obs. pers.), y *P. crassus* (1943), de Chile.

Pachyloidellus es pasado a la sinonimia de *Progyndes* Roewer, 1916 por Soares & Soares (1954), quienes sin embargo mantienen la validez de sus tres especies. Ringuelet (1955) no acepta esta sinonimia, pero a su vez sinonimiza *fuscus* y *tricalcaratus* con *Acanthopachylus aculeatus,* y consecuentemente *Pachyloidellus* con *Acanthopachylus.* Tanto los Soares como Ringuelet basaron sus sinonimias en las descripciones, pués no vieron los tipos. En rigor, el holotipo de *P. fuscus* es una hembra de *Pachylus butleri*, de allí la sinonimia objetiva entre *Pachyloidellus* y *Sphaleropachylus*, ya mencionada (*butleri* queda como el nombre válido de la especie tipo, por prioridad). Esto implica la revalidación del controvertido nombre de Müller así como las correspondientes nuevas combinaciones: *Pachyloidellus butleri* y *P. fulvigranulatus.*

De esta revisión surgen otros cambios en el nivel específico. *Petrocchia lesserti* es sinónimo posterior de *P. butleri*; su holotipo es un macho juvenil, lo que implica que aquellas diferencias que llegaron a justificar un género (»una espina en vez de tubérculo elíptico en el área V y dos espinas o tubérculos cónicos en vez de tubérculos elípticos en el área IV«, Mello-Leitão 1933) son sólo diferentes etapas del desarrollo de una misma especie. En cuanto a *P. crassus*, después de que el género fuera pasado a sinonimia de *Acanthopachylus*, la especie quedó en situación incierta, porque era evidente su no pertenencia a este último (aunque Capocasale & Bruno Trezza 1964 hablan de un »*Acanthopachylus crassus*«). Soares & Bauab Vianna (1972) proponen ubicarla »provisoriamente« en *Progyndes.* Como menciono en otro trabajo (Acosta en prensa b), la especie pertenece sin dudas al género *Pachylus* Koch, 1839.

Luego de su descripción original, *P. fulvigranulatus* no había sido vuelto a citar correctamente, lo que unido a la imprecisión de su localidad tipo (»Sierras de Córdoba«), hacía de ella una especie enigmática. Su hallazgo en el Cerro Uritorco constituye una suerte de »redescubrimiento«, lo que me permite realizar la correspondiente redescripción. La indentidad de esta especie fue motivo de controversias, pués con tal nombre (en combinación con *Sphaleropachylus*) Ringuelet (1959) citó material de una forma en realidad innominada. Siguiendo el criterio de ese autor, cometí la misma equivocación (Acosta 1983) al determinar como *S. fulvigranulatus* ejemplares de Pampa de Achala (Sierras Grandes, provincia de Córdoba) coespecíficos con el material de Ringuelet. Esta nueva entidad es aquí descripta con el nombre de *Pachyloidellus goliath.* De todo lo expuesto resultan las tres especies actualmente válidas en *Pachyloidellus.*

El presente trabajo, aunque esencialmente taxonómico, se completa con anotaciones sobre geonemia y biología de las especies consideradas. Una de las particularidades más interesantes de estos opiliones es su propiedad de fluorescencia bajo luz U. V. (Acosta 1983), excepcional en el orden. Esto me ha permitido realizar un interesante estudio de campo sobre *P. goliath*, que sumado a observaciones de laboratorio sobre las secreciones repugnatorias (Acosta et al. 1993), hacen de esta nueva especie el opilión argentino mejor estudiado en su biología.

Abreviaturas:
CDA: Cátedra de Diversidad Animal I, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.
MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires.
MLP: Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata.
MZT: Museo di Zoologia della Università de Torino.
NRE: Naturhistoriska Riksmuseet, Estocolmo.
SMF: Senckenberg-Museum, Frankfurt.

Pachyloidellus Müller, 1918

Pachylus: Thorell 1877: 207; 1878: 261; Holmberg 1878 (part.): 70; Weyenbergh 1878 (part.): 319; Sörensen 1895 (part.): 2.
Acanthpachylus Roewer 1913 (part.): 51.
Acanthopachylus: Roewer 1923 (part.): 397, 411; Ringuelet 1955 (part.): 286, 288 [= *Pachyloidellus*]; 1959 (part.): 198, 203, 204, 274.
Pachyloidellus Müller, 1918: 89; Roewer 1923 (part.): 397, 447 [nec 1929: 214]; Mello-Leitão 1926: 340; 1930: 139; 1932 (part.): 131, 139; 1935: 98; Muñoz-Cuevas 1973: 226, 227, 228; Acosta en prensa a.
Pachiloidellus: Mello-Leitão 1939 (part.): 620 [grafía subsecuente incorrecta].
Sphaleropachylus Mello-Leitão, 1926: 338, 375; 1930: 141; 1932: 133, 151; 1933: 57; 1935: 99; 1939: 622; 1949: 10; Roewer 1929: 183, 220; Soares & Soares 1954: 232, 297; Ringuelet 1957a: 49 [= *Petrocchia*]; 1957b: 19; 1959: 168, 203, 204, 386 [= *Doelloa*]; 1962: 5; Muñoz-Cuevas 1973: 226, 227. Nueva Sinonimia.
Doelloa Mello-Leitão, 1930: 137, 140; 1932: 132, 150; 1933: 57; 1935: 98; 1939: 607, 622; 1949: 10; Soares & Soares 1954: 229, 256; Ringuelet 1957b: 19. Nueva Sinonimia.
Petrocchia Mello-Leitão, 1933: 57; 1939: 622; 1949: 10; Soares & Soares 1954: 229, 289. Nueva Sinonimia.
Progyndes: Soares & Soares 1954 (part.): 291 [= *Pachyloidellus*].

Especie tipo: *Pachyloidellus fuscus* Müller, 1918, por indicación (monotipia), aquí sinonimizada con *Pachylus butleri.*

Distribución: Argentina: Sierras Pampeanas de Córdoba, San Luis y sur de Santiago del Estero (fig. 21). Una de las especies (*P. butleri*) puede ser también hallada — con menor frecuencia — en áreas no serranas, con ambiente tipo »espinal«.

Diagnosis: Ocular armado con una apófisis mediana, levemente inclinada hacia adelante. Fémur de pedipalpos inerme, provisto de pequeños tubérculos setígeros ventrales. Número de tarsitos: 5:6-8:6:6. Macho. Areas I a III del escudo dorsal inermes. Area IV con armadura par, dos tubérculos, que pueden ser grandes y ovales, o pequeños y redondeados. Area V con un tubérculo mediano o inerme. Fémur de la pata IV armado de fuertes apófisis; bordes prodorsal y proventral recorridos por sendas hileras de tubérculos o pequeñas apófisis. Tibia con apófisis retrolateral proximal espiniforme. Pene: extremo apical del tronco espatulado, con 5—10 pares de espinas laterales; stylus oblicuo hacia dorsal. Proceso ventral ornado de numerosas espinitas. Hembra. Todas las áreas inermes; gránulos redondeados en el escudo dorsal, cónicos en los tergitos libres.

Especies incluidas: *Pachyloidellus butleri* (Thorell, 1877), *P. fulvigranulatus* (Mello-Leitão, 1930) y *P. goliath* n. sp.

Especies excluidas: *Pachyloidellus tricalcaratus* Roewer, 1923 (= *Acanthopachylus aculeatus*); *Pachyloidellus crassus* Roewer, 1943 (en género *Pachylus*: Acosta en prensa b).

Clave para las especies de *Pachyloidellus*

1. Oculario siempre más alto que ancho (índice ancho/alto de 0,96 a 0,62). Macho. Area IV del escudo con un par de grandes tubérculos ovales; área V con un tubérculo mediano. Trocánter IV: apófisis retroventral pequeña y espiniforme. Fémur IV: dos fuertes apófisis (una dorsal media y la otra retrolateral), el resto, incluyendo las subterminales, poco desarrolladas. Pene: extremo apical del tronco con 5—6 espinas laterales. Hembra. Apófisis retroapical en fémur IV como un espolón dirigido hacia andentro .... *P. butleri*

   Oculario tanto o más ancho que alto, en algunos casos el alto es mayor (índice ancho/alto de 2,06 a 0,82). Macho. Area IV del escudo con un par de tubérculos, grandes y elípticos, o pequeños y redondeados; área V inerme, con una hilera de granos. Trocánter IV: gruesa apófisis retroventral, en forma de gancho. Fémur IV muy armado, apófisis subterminales fuertemente desarrolladas. Pene: extremo apical del tronco con 8 a 10 pares de espinas laterales. Hembra. Apófisis retroapical de fémur IV pequeña y roma 2

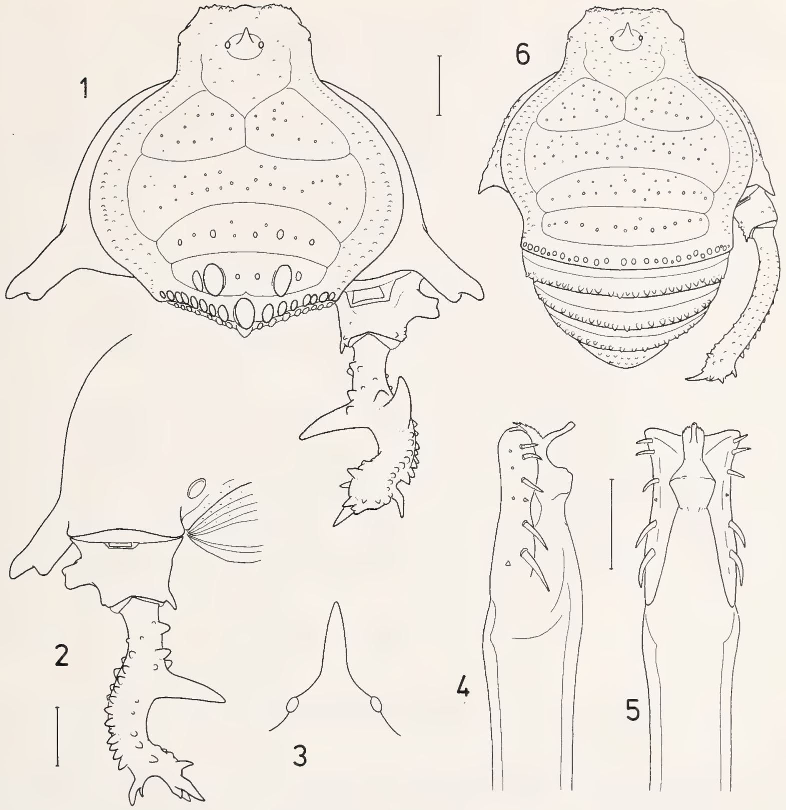
2. Oculario más ancho que alto, excepcionalmente es mayor la altura (índice de 2,06 a 0,91). Escudo con granulación escasa e inconspicua. Macho. Tubérculos del área IV pequeños y redondeados, de tamaño apenas mayor que los granos del área V. Fémur IV: siete apófisis muy desarrolladas; apófisis retrodorsal subterminal corta y ancha ..... *P. goliath* n.sp.

   Indice del oculario alrededor de la unidad (de 1,21 a 0,82). Escudo dorsal con granulación más evidente, gránulos perliformes y destacados. Macho. Tubérculos del área IV muy grandes, elípticos. Fémur IV: gran desarrollo de las apófisis subterminales (retrodorsal y retroventral) y medio dorsal, el resto pequeñas y rudimentarias; apófisis retrodorsal subterminal muy grande .... *P. fulvigranulatus*

Pachyloidellus butleri (Thorell, 1877) n. comb.
(figs. 1—6)

Pachylus Butleri Thorell, 1877: 207; 1878: 261; Holmberg 1878: 70; Latzina 1899: 225.
Pachylus granulatus: Thorell 1877: 211 [error de identificación]; 1878: 265; Holmberg 1878: 71; Latzina 1899: 225.
Pachylus Gouldii Weyenbergh, 1878: 319; Latzina 1899: 225. Nueva Sinonimia.
Pachylus Chilensis: Sörensen 1884 (part.): 639 [= *Pachylus granulatus* sensu Thorell 1877]; 1895: 2 [error de identificación].
Acanthpachylus butleri: Roewer 1913: 53, figs. 21, 22.
Acanthopachylus butleri: Roewer 1923: 412, 413, fig. 509, 510.
Pachyloidellus fuscus Müller, 1918: 90; Roewer 1923: 447; nec 1929: 214 [es *Acanthopachylus aculeatus*]; Mello-Leitão 1932: 139; 1939: 620. Nueva Sinonimia.
Progyndes fuscus: Soares & Soares 1954: 292.
[*Sphaleropachylus*] *buttleri*: Mello-Leitão 1926: 375 [grafía subsecuente incorrecta].
Sphaleropachylus butleri: Roewer 1929: 220; 1931: 103; Canals 1939: 144; Soares & Soares 1954: 297; Ringuelet 1957a: 49; 1957b: 19, 22, 23, 25; 1959: 162, 165, 166, 184, 197, 251, 386, 387, figs. 29d, 57, lám. XVI (figs. 3, 4); Maury & Roig Alsina 1982: 39; Acosta 1983: 193, 194; 1986: 117.
Sphaleropachylus buttleri: Mello-Leitão 1930: 137; 1931: 84; 1939: 622 [grafía subsecuente incorrecta].
Petrocchia lesserti Mello-Leitão 1933: 57; 1939: 622; Soares & Soares 1954: 289. Nueva Sinonimia.
Sphaleropachylus lesserti: Ringuelet 1957a: 50; 1959: 162, 197, 386, 391; Galiano & Maury 1979: 321.
Acanthopachylus aculeatus: Ringuelet 1955 (part.): 283, 288 [= *Pachyloidellus fuscus*]; 1959 (part.): 275.
Pachylus gouldi: Ringuelet 1959: 197 [»nomen rejiciendum«; grafía subsecuente incorrecta].
Petrocchia marginata Mello-Leitão, in schedula.

Material típico: Holotipo macho, NRE, Coll. Thorell 76/118. »San Juan, Argentina«, H. Weyenbergh col. Tipo de *Pachyloidellus fuscus*: holotipo hembra (SMF 1471), »Typus, Prov. San Luis, H. Gehrt S. 1911, A. Müller det.«. Tipo de *Petrocchia lesserti*: holotipo (macho juvenil) (MACN 7145), »Petrocchia marginata, Typo«, »Prov. de San Luis« (la cita original de »Misiones« como localidad tipo es errónea; Galiano & Maury 1979). Tipo de *Pachylus gouldii*: 1 hembra, »Córdoba«, perdida.



Figs. 1—6: *Pachyloidellus butleri* (Thorell). Figs. 1—5: macho adulto de ciudad de Córdoba, Barrio Parque Horizonte (CDA); 1) escudo dorsal, tergitos libres, coxas IV, trocánter y fémur derechos, vista dorsal; 2) coxa, trocánter y fémur IV derechos, vista ventral; 3) ocularío, vista posterior; 4) extremo apical del pene, vista lateral; 5) idem, vista dorsal. Fig. 6: hembra adulta, Cerro Uritorco (CDA), escudo dorsal, tergitos libres, opérculo anal, coxas IV, trocánter y fémur IV derechos, vista dorsal. Escalas: 2 mm en figs. 1, 2, 6; 1 mm en fig. 3; 0,2 mm en figs. 4, 5.

Localidad tipo: »San Juan«, Argentina, posiblemente errónea. De acuerdo con Maury & Roig Alsina (1982), hasta el momento se han hallado en esa provincia sólo reducidas poblaciones — tal vez relictos — de »*Parabalta* sp.« (Gonyleptidae, Pachylinae) y *Gnidia holmbergii* (Sörensen) (Cosmetidae). Es posible que la cita de San Juan como localidad del tipo provenga de un error o confusión de las etiquetas, teniendo en cuenta que el ejemplar utilizado por Thorell en la descripción original le había sido enviado por Weyenbergh junto a otros arácnidos »juntados por él en los alrededores de Córdoba y de San Juan« (Thorell 1877). Según Hieronymus (1881), los especímenes provenientes de San Juan habrían sido colectados por el botánico S. Echegaray y no por Weyenbergh, quien »no ha pisado el territorio de dicha Provincia«, lo que aumenta la posibilidad de confusión. Un caso similar al de *P. butleri* se plantea para *Urophonius brachycentrus* y *Brachistosternus weijenberghii* (Scorpiones, Bothriuridae), ambas descriptas por Thorell con material de Weyenbergh. La localidad tipo de la primera también sería la provincia cuyana, pero al parecer este escorpión no se encuentra allí, en tanto es muy común en Córdoba. A la inversa, el tipo de *B. weijenberghii* proviene, según Thorell, de »Córdoba«, aunque la especie no ha sido vuelto a hallar en esta provincia (Acosta 1989) y sí en San Juan.

Distribución: Sierras de Córdoba, San Luis, Santiago del Estero (fig. 21), excluyendo sólo las »altas cumbres« (Sierras Grandes) y la cima del Cerro Uritorco (Sierras Chicas); algunos hallazgos en localidades periféricas a las sierras, ambiente tipo espinal. Las citas para San Juan (Thorell 1877), Buenos Aires (Ringuelet 1959) y Entre Ríos (op. cit.) deberán ser confirmadas.

Descripción: Coloración pardo ferrugíneo a pardo amarillento, con apéndices más claros. Medidas del holotipo: Tabla 1. Longitud del escudo dorsal: machos de 8,27 a 10,49 mm ($\bar{x}$ = 9,50 mm, n = 63), hembras de 7,75 a 9,66 mm ($\bar{x}$ = 8,87 mm, n = 56). Oculario armado con una alta apófisis; altura del oculario mayor que el ancho (índice ancho/alto de 0,68 a 0,96 en los machos, de 0,62 a 0,93 en las hembras). Escudo granuloso. Patas I a III inermes. Número de tarsitos: 5:6-8:6:6 (variabilidad en tabla 2).

Macho: Area IV del escudo armada con un par de tubérculos; área V con una hilera de gránulos ovales y un tubérculo mediano (en 15/50 ejemplares se agregan uno o dos tubérculos laterales menores; 8/50 ejemplares poseen un par de tubérculos medianos). Tergitos libres con una hilera de gránulos redondeados; en el tergito libre I, y en ocasiones también en el II, un gránulo más destacado sobre la línea media. Pata IV. Coxa armada de fuerte apófisis prolateral bífida. Trocánter con apófisis prolateral trunca y pequeña apófisis retrolateral espiniforme. Fémur con dos fuertes apófisis, una media dorsal, curvada hacia adelante, y una retrolateral, levemente curvada hacia ventral. Pene: extremo apical del tronco armado de 5—6 espinas de cada lado.

Hembra: Fémur IV provisto de hileras de gránulos, mayores y más agudos hacia distal, y de una apófisis espiniforme destacada en posición retroapical.

Comparación y diagnosis: Los machos de *P. butleri* se distinguen de las otras especies del género por la armadura del cuarto par de patas (coxa, trocánter y fémur), así como por la presencia de un tubérculo mediano en el área V del escudo (ausente en *P. fulvigranulatus* y *P. goliath*). Menos acentuados son las diferencias entre las hembras; *P. butleri* se reconoce por: 1) la granulación dorsal, más abundante y conspicua, y 2) la apófisis retroapical del fémur IV, bien desarrollada, como un pequeño espolón dirigido hacia la línea media (en las otras especies esta apófisis es mucho menor). El índice ancho/alto del oculario, válido para ambos sexos, permite una buena separación con *P. goliath*, pero no con *P. fulvigranulatus*, que tiene valores intermedios.

Material estudiado: ARGENTINA. Provincia de Santiago del Estero. Ojo de Agua, jul. 1964 (Renard), 1 macho, 1 hembra (CDA). Provincia de Córdoba. Rayo Cortado, 15 dic. 1939 (M. Birabén), 1 macho (MLP 24028); Cerro Colorado, 20 sep. 1939 (R. Maldonado), 1 macho, 2 hembras, 1 juv. (MLP 24026); Churqui Cañada, s/fecha (R. Maldonado), 1 juv. (MLP 24072); Tulumba, ene. 1939 (M. Birabén), 2 machos, 3 hembras, 1 juv. (MLP 24027); Simbolar, 15 dic. 1939 (M. Birabén), 2 machos, 2 hembras (MACN 7988); San Pellegrino, ene. 1942 (Bridanolli), 3 machos (MLP 24025); Ongamira, 24 mar. 1939 (M. Birabén), 1 juv. (MLP 24081); Candonga, 11 dic. 1931 (Ternengo), 11 machos, 9 hembras (MACN 8005); Jesús María, 4 jun. 1940 (R. Maldonado), 6 machos, 2 hembras, 8 juv. (MLP 24039); Agua de Oro, mar. 1940 (J. de Carlo), 2 machos, 2 hembras, 4 juv. (MACN 4783); Capilla del Monte, 6 mar. 1950 (M. Birabén), 1 hembra, 1 juv. (MACN 7991); Cerro Uritorco, 2 may. 1987 (L. Acosta), 1 macho, 1 hembra (CDA); Los Cocos, feb. 1933 (C. Lizer y Trelles), 1 macho (MACN 7987); »El Mástil«, Los Cocos (1.600 m), 22 nov. 1987 (L. Acosta, F. Pereyra, R. Pizzi), 1 macho, 3 hembras (CDA); La Cumbre, 31 oct. 1976 (M. Rumboll), 1 hembra (MACN 8008); Tiu Mayo, 2 km hacia La Cumbre, 3 may. 1987 (L. Acosta), 1 macho (CDA); id. loc., 5 km hacia Ascochinga, 3 may. 1987 (L. Acosta), 1 hembra (CDA); La Falda, 23 ago. 1922 (A. Frers), 1 macho, 1 hembra (MACN 4778); Valle Hermoso, mar. 1943 (M. Viana), 7 machos, 9 hembras (MACN 1262); Vaquerías, 30 dic. 1985 (L. Acosta), 1 macho (CDA); Potrero de Loza, Río Ceballos, jul. 1937 (M. Birabén), 2 machos (MLP 24012); Los Quebrachitos (L. Acosta), 1 macho (CDA); Cabana, jul. 1938 (M. Birabén), 5 machos, 10 hembras, 7 juv. (MLP 24006); Unquillo, s/fecha (M. Birabén), 6 hembras (MACN 7992); Villa Rivera Indarte, 9 jun. 1940 (R. Maldonado), 8 machos, 13 hembras (MLP 24153); ciudad de Córdoba, Barrio Ayacucho, s/fecha (A. Huergo), 1 macho, 1 hembra (CDA); id., Barrio Nueva Italia, 21. nov. 1988 (A. López), 1 macho, 1 hembra (CDA); id., Barrio Nueva Córdoba, 14 oct. 1988 (L. Acosta), 1 macho (CDA); Barrio Parque Horizonte, 17 ene. 1990 (J. L. Cardone), 1 macho (CDA); Villa Diquecito, 24 oct. 1980 (L. Acosta), 4 hembras (CDA); id. loc., sep.-oct. 1983 (L. Acosta), 2 machos, 1 hembra (CDA); Río Segundo, 30 dic. 1984 (L. Acosta), 1 macho, 1 hembra (CDA); Tanti, abr. 1919 (Durione), 2 machos, 12 hembras, 1 juv. (MLP 24010); Los Gigantes, 23 feb. 1943 (M. Birabén), 1 macho, 1 hembra, 2 juv. (MLP 24152): Pampa de San Luis, 10 jul. 1986 (L. Acosta, A. Peyroti, R. Pizzi), 1 macho (CDA); Icho Cruz, 2 km hacia Copina, 21—22 nov. 1987 (L. Acosta), 1 macho (CDA); Copina, 14 feb. 1940 (M. Birabén), 1 macho, 2 hembras (MLP 24080); id. loc., 11 abr. 1987 (N. de Biasi), 1 macho (CDA); id. loc., 7 km hacia el camino de Altas Cumbres, 21—22 nov. 1987 (L. Acosta), 3 machos (CDA); id., 16 km, igual fecha y col., 2 machos, 1 hembra (CDA); »La Granja«, Alta Gracia, ene. 1939. (C. Bruch), 4 machos, 1 hembra, 5 juv. (MACN 7985); Alta Gracia, 2 may. 1924 (C. Bruch), 1 hembra (MACN 4768); Anizacate, jul. 1973 (J. Carpintero), 3 machos (MACN 7999); »Calamuchita«, mar. 1942 (M. J. Viana), 10 machos, 5 hembras, 4 juv. (MACN 1008); El Sauce, Calamuchita, dic. 1938 (M. J. Viana), 6 hembras (MACN 4761); Río Tercero, 22 ene. 1989 (L. Acosta), 1 hembra (CDA); Atos Pampa, feb. 1940 (M. Birabén), 3 machos, 4 hembras (MLP 24140); El Arrimo, Atos Pampa, 27 feb. 1950 (M. Birabén), 2 machos, 1 juv. (MLP); Yacanto de Calamuchita, Estancia San Miguel de los Ríos, 15 ene. 1958 (A. Willink, Z. Tomsic), 1 macho, 1 hembra, 1 juv. (MLP); Los Reartes, oct. 1984 (R. Straneck, M. Viñas), 1 macho, 2 juv. (MACN 8243); camino de las Altas Cumbres, 27 km al Oeste de El Cóndor, 20 mar. 1982 (L. Acosta), 2 machos, 1 hembra (CDA); id., 32 km, 8 feb. 1982 (L. Acosta), 1 macho, 4 hembras, 2 juv. (CDA); Nono, 15 feb. 1940 (M. Birabén), 1 macho, 2 hembras, 1 juv. (MLP 24079); Dep. San Javier, feb. 1943 (A. Gavio, G. Maniglia), 3 machos, 3 hembras (MACN 1293); Intihuasi, 10 mar. 1917 (M. Doello-Jurado), 1 macho, 2 hembras (MACN 4772); »Sierras de Córdoba«, G. Bowman, 4 machos, 2 hembras, 2 juv. (MACN 4760); »Córdoba« (H. Weyenbergh), 2 hembras, 1 juv. (NRE, Coll. Thorell 76/119) [*Pachylus granulatus* det. Thorell]; Río Cuarto, 28 nov. 1987 (L. Acosta), 1 hembra (CDA). Provincia de San Luis. Merlo, Cortaderas, 25 ene. 1958 (A. Willink, Z. Tomsic), 2 machos (MLP); Villa Elena, Cortaderas, 11 nov. 1982 (E. Maury), 1 hembra (MACN 7986); Carolina, nov. 1970 (M. J. Viana), 4 machos, 3 hembras, 6 juv. (MACN 7994); Peñón Colorado, ene. 1938 (C. Burmeister), 5 machos (MACN 2625); Intihuasi, ene. 1916 (M. Vignati), 1 macho (MLP 24014); »Provincia de San Luis«, 1 juv. holotipo de *Petrocchia lesserti* (MACN 7145 —ex 25037); id. loc., 1911 (H. Gehrt), 1 hembra holotipo de *Pachyloidellus fuscus* (SMF 1471); id. loc., 2 machos, 1 juv. (MZT Op. 75) [*Pachylus chilensis* det. W. Sörensen]. Provincia de San Juan (?). »San Juan, Argentina« (H. Weyenbergh), holotipo macho de *Pachylus butleri* NRE Coll. Thorell 76/118).

Pachyloidellus fulvigranulatus (Mello-Leitão, 1930) n. comb. (figs. 7—13)

Doelloa fulvigranulata Mello-Leitão, 1930: 141, fig. 2; 1939: 622; Soares & Soares 1954: 256.
Sphaleropachylus fulvigranulatus: Galiano & Maury 1979: 319 [tipo]. Nec: Ringuelet 1959: 162, 197, 199, 386, fig. 58 [cf. *Pachyloidellus goliath* n. sp.]; Acosta 1983: 193, 194 [id.]; Mischis 1985: 130 [id.].

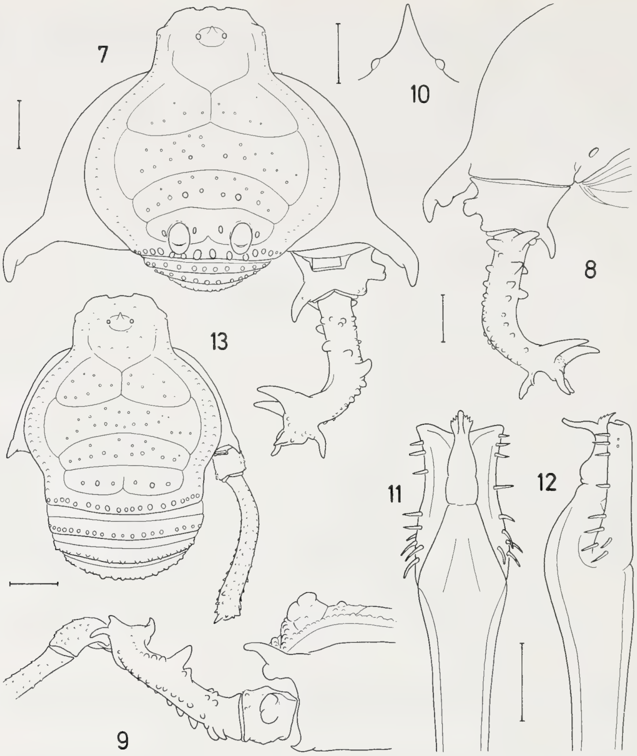
Material típico: Holotipo macho (MACN 4770), »Sierras de Córdoba«, Gordon Bowman col.

Localidad tipo: »Sierras de Córdoba«, sin mayor precisión.

Distribución: Provincia de Córdoba: hasta el momento, la especie sólo ha sido colectada en el Cerro Uritorco (Sierras Chicas), desde los 1700 m (figs. 21, 23).

Descripción: Coloración general castaño, algunos ejemplares con una tonalidad ferrugínea; se destacan, más oscuros, el cuarto par de patas (especialmente en el macho), y los granos y tubérculos del escudo dorsal; metatarso y tarso IV, y resto de los apéndices pardo amarillento (el holotipo está totalmente decolorado y muestra un tono pardo uniforme). Medidas del holotipo: Tabla 1. Longitud del escudo dorsal: machos de 8,60 a 11,05 mm ($\overline{x}$ = 9,89 mm, n = 16), hembras de 8,66 a 9,69 mm ($\overline{x}$ = 9,21 mm, n = 26). Prosoma escasamente granuloso; oculario con apófisis aguda, índice ancho/alto intermedio a las otras especies del género (machos de 0,97 a 1,21, hembras de 0,82 a 1,14). Escudo con granulación escasa pero conspicua, los granos son grandes y se destacan por su color oscuro y brillante, especialmente hacia la línea media. Areas I a III, una hilera posterior completa, y una anterior, irregular, de gránulos menores. Areas laterales, hilera completa de granos perliformes, y unos pocos gránulos más internos. Patas I a III inermes. Número de tarsitos: 5:6-8:6:6 (variabilidad en tabla 2).

Macho. Area IV del escudo armada de un par de grandes tubérculos paramedianos ovales (en vista lateral sus extremos anterior y posterior suelen extenderse algo sobre el límite de área, tomando el tubérculo un aspecto de yunque); en 7/16 ejemplares, los tubérculos presentan una o dos leves hendiduras transversales (no en el holotipo); a ambos lados de cada tubérculo, granos adicionales, a veces como pequeños tubérculos adosados a ellos; en la mayoría de los



Figs. 7—13: *Pachyloidellus fulvigranulatus* (Mello-Leitão). Figs. 7—12: macho adulto, Cerro Uritorco (CDA); 7) escudo dorsal, tergitos libres, opérculo anal, coxas IV, trocánter y fémur IV derechos, vista dorsal; 8) coxa, trocánter y fémur IV derechos, vista ventral; 9) tubérculos del área IV, coxa, trocánter, fémur y patela IV derechos, vista lateral; 10) oculario, vista posterior; 11) extremo apical del pene, vista dorsal; 12) idem, vista lateral. Fig. 13: hembra adulta, igual localidad (CDA), escudo dorsal, tergitos libres, opérculo anal, coxas IV, trocánter y fémur IV derechos, vista dorsal. Escalas: 2 mm en figs. 7, 8, 9, 13; 1 mm en fig. 10; 0,2 mm en figs. 11, 12.

ejemplares, en el área III destacan grandes granos redondeados (similares a los tubérculos del área IV de *Pachyloidellus goliath*), alineados con los tubérculos del área IV (excepcionalmente también en el área II). Area V: hilera de granos grandes y alargados; tergitos libres con una y opérculo anal con dos hileras de gránulos perliformes. Pata IV. Coxa lisa, con fuerte apófisis oblicua, de extremo bífido: rama superior más larga, levemente curvada hacia atrás; rama inferior con aspecto de mamelón ventral subterminal. Trocánter con una apófisis prolateral trunca, bilobulada, y una retroapical grande, como gancho; grupo de 2—3 tubérculos proapicales. Fémur grueso, curvado horizontalmente; apófisis dorsal mediana, apenas inclinada hacia adentro; desde ella, hacia distal, hilera prodorsal de tubérculos redondeados, interrumpida a mitad de camino hacia el ápice del artejo; fila completa de tubérculos o pequeñas apófisis redondeadas, por el borde proventral; grupo de tubérculos altos o pequeñas apófisis en la mitad proximal dorsal, con diverso desarrollo en distintos ejemplares; corta apófisis retrolateral, dirigida oblicuamente hacia arriba; dos apófisis proximales ventrales pequeñas (toman disposición horizontal hacia lados opuestos), y 1—2 pequeñas apófisis retroventrales; hilera retroventral de tubérculos en el tercio medio; ápice armado de fuertes apófisis: retrodorsal apical pequeña, subapical muy grande (la mayor del conjunto, a veces armada a su vez con un grano o tubérculo adicional); retroventral apical suavemente sigmoidea, dirigida hacia atrás, subapical grande, poco menor que su equivalente dorsal; prodorsal en gancho, dirigida hacia atrás; conjunto de granos apicodorsales. Patela granosa, con gránulos agudos pero no muy altos. Tibia con dos hileras ventrales de tubérculos agudos y un par de pequeñas apófisis apicoventrales; apófisis retrolateral proximal poco desarrollada. Pene: extremo apical del tronco con 9—10 pares de espinas (figs. 11—12).

Hembra. Escudo con granulación similar, menos conspicua y sin tubérculos en al área IV; en su lugar se destacan dos granos algo mayores (llegan a ser pequeños tubérculos en 5/26 ejemplares); tergitos libres con granos poco más agudos en el macho. Pata IV. Pequeña apófisis cónica en coxa. Trocánter sólo con pequeña apófisis espiniforme retroapical. Fémur inerme, con hileras de gránulos, más altos y agudos en el borde proventral; apófisis retroapical pequeña; leve tuberosidad cónica, equivalente a la apófisis retrodorsal subapical del macho.

Comparación y diagnosis: La identificación de los machos de esta especie no plantea inconvenientes, gracias a la armadura del escudo y la pata IV. Es interesante notar que *P. fulvigranulatus* muestra una combinación de caracteres »intermedia« entre *P. butleri* y *P. goliath*, aunque en general más próxima a esta última. Así, por ejemplo, mientras el área IV tiene grandes tubérculos, como *butleri*, el área V es inerme, como en *goliath*; la armadura del trocánter IV es casi idéntica a *P. goliath*, en tanto el fémur se acerca también al de esta especie, aunque con menor desarrollo de apófisis. A diferencia de estas dos especies, la apófisis retrolateral proximal de la tibia IV está en *fulvigranulatus* poco desarrollada. No tengo por el momento evidencia que la mayor afinidad de esta especie con *goliath* sea efectivamente un reflejo de su proximidad cladística. La separación de las hembras es sutil, y puede hacerse por la granulación del escudo (gránulos en general poco numerosos pero conspicuos; en *butleri* son numerosos y en *goliath* muy escasos y poco llamativos). A diferencia de *P. butleri*, en las hembras de *fulvigranulatus* la apófisis retroapical del fémur IV es pequeña, similar a *P. goliath*.

Material estudiado: ARGENTINA. Provincia de Córdoba. Cerro Uritorco, 2 may. 1987 (L. Acosta), 14 machos, 26 hembras (CDA); id. loc., 19 abr. 1987 (J. A. Castillo), 1 macho (CDA); »Sierras de Córdoba«, s/fecha (Gordon Bowman), 1 macho holotipo (MACN 4770).

Pachyloidellus goliath n. sp.
(figs. 14—20)

Sphaleropachylus sp.: Ringuelet 1957a: 49, fig. 1.
Sphaleropachylus fulvigranulatus: Ringuelet 1959: 162, 197, 199, 386, 392, fig. 58 [error de identificación]; Acosta 1983: 193, 194; Mischis 1985: 130.

Derivatio nominis: *Goliath* es la denominación latina del gigante filisteo, vencido por David en el relato bíblico (1 Sam 17); el nombre específico (en aposición) alude al gran tamaño de este opilión, el mayor de la provincia de Córdoba y uno de los más grandes del país.

Material típico: Holotipo macho (MACN 8756), alotipo hembra (MACN 8757), 1 macho y 1 hembra paratipos (CDA), El Cóndor, Pampa de Achala, 21 ene. 1988 (L. Acosta); 1 macho y 1 hembra paratipos (MACN 8758), Los Gigantes, 29 abr. 1964 (J. M. Gallardo); 1 macho paratipo (MACN 1114), La Cumbrecita, dic. 1941 (M. Viana).

Localidad tipo: El Cóndor, Pampa de Achala (provincia de Córdoba, Argentina).

Distribución: »Altas Cumbres« de las Sierras Grandes, provincia de Córdoba (fig. 21). El área ocupada por esta especie coincide con el piso altitudinal de vegetación que Luti et al. (1979) denominan »pastizales y bosquecillos de altura, subpiso superior« (fig. 22).

Descripción: Coloración general castaño ferrugíneo, pata IV algo más oscura y rojiza; resto de las patas, quelíceros y pedipalpos pardo amarillento. Medidas del holotipo y el alotipo: Tabla 1. Longitud del escudo dorsal: machos de 8,99 a 11,65 mm ($\bar{x}$ = 10,32 mm, n = 49), hembras de 8,53 a 10,16 mm ($\bar{x}$ = 9,49 mm, n = 50). Prosoma prácticamente liso; oculario provisto de una apófisis baja (salvo excepciones, ancho mayor que la altura; índice ancho/alto entre 1,09 y 2,06 en los machos, y entre 0,91 y 1,43 en las hembras). Escudo con granulación escasa, gránulos pequeños e inconspicuos. Area I con unos pocos gránulos dispersos; áreas II y III con una hilera transversal de gránulos, en ocasiones con unos pocos gránulos en hilera anterior; áreas laterales con hilera completa de gránulos bajos, y unos pocos gránulos menores en hilera más interna. Patas I a II inermes. Número de tarsitos: 5:6-8:6:6- (holotipo con 5:7:6:6, variabilidad en tabla 2).

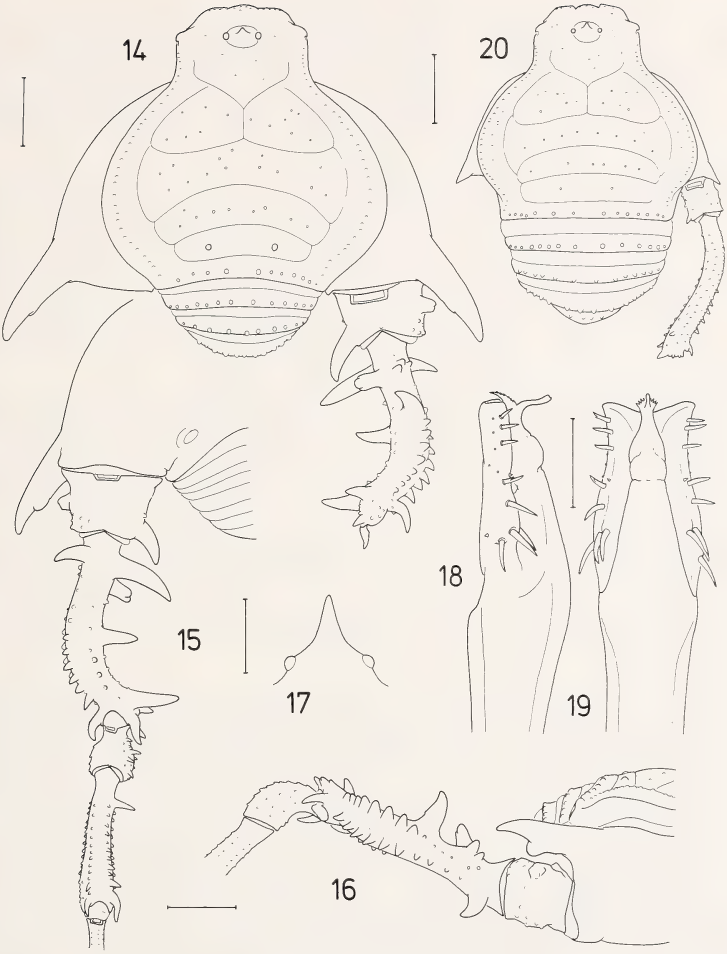
Macho. Area IV del escudo con dos pequeños tubérculos redondeados paramedianos, a los que puede agregarse un gránulo de cado lado; área V y tergitos libres, hilera (a veces interrumpida en la línea media) de granos perliformes, apenas menores que los tubérculos del área IV; en algunos ejemplares, como el holotipo, destacan levemente un par de granos paramedianos mayores en el área III; opérculo anal con dos hileras transversales. Pata III. Fémur con hilera proventral de granos agudos en la mitad distal; hilera retroventral de pequeñas apófisis en la mitad distal de la tibia. Pata IV. Coxa muy dilatada, prácticamente lisa, con fuerte apófisis prolateral oblicua, apenas curvada en su extremo y con pequeño mamelón ventral subterminal. Trocánter con apófisis prolateral trunca, y gran apófisis retroapical, en forma de gancho; grupito de gránulos sobre el borde retroapical, y otros en la cara ventral. Fémur grueso, curvado en el plano horizontal, armado de fuertes apófisis; en el tercio proximal, apófisis retrodorsal, inclinada hacia la línea media, de extremo bífido; próximos a su base, grupito de tres-cuatro tubérculos dorsales; apófisis dorsal mediana, curvada hacia adentro; desde ella y hacia

Tabla 1: Medidas en mm del holotipo macho de *Pachyloidellus butleri*, *P. fulvigranulatus*, y el holotipo macho y el alotipo hembra de *Pachyloidellus goliath* n. sp.

	butleri	*fulvigranulatus*	*goliath*	
	holot.	holot.	holot.	alot.
Escudo, longitud	8,49	10,16	11,24	9,62
ancho máximo	8,53	10,49	11,50	9,43
Pata I, longitud total	14,05	16,48	18,63	15,36
longitud fémur	3,65	4,22	4,98	4,19
Pata II, longitud total	22,41	24,77	26,77	23,06
longitud fémur	6,25	6,74	6,59	6,39
Pata III, longitud total	19,81	22,41	26,26	21,38
longitud fémur	5,52	6,65	7,69	6,19
Pata IV, longitud total	24,28	29,80	33,44	23,19
trocánter	1,22	1,87	2,49	1,77
fémur	6,01	7,55	9,30	7,11
patela	2,03	2,68	3,14	2,49
tibia	4,63	5,85	6,33	5,24
metatarso	8,28	9,33	9,17	3,96
tarso	2,11	2,52	3,01	2,62
Pedipalpos, longitud total	6,09	6,82	10,18	9,04
longitud fémur	1,71	1,95	2,62	2,29
Quelíceros, longitud total	3,49	4,29	2,82	2,62
Ocular io, ancho	1,04	1,16	1,47	1,24
alto	1,20	0,99	1,31	1,11

Tabla 2: Número de tarsitos (pata II) en *Pachyloidellus butleri*, *P. fulvigranulatus* y *P. goliath:* frecuencias halladas en el material estudiado.

	Machos		Hembras		
	7	8	6	7	8
Pachyloidellus butleri	111	8	7	99	2
Pachyloidellus fulvigranulatus	29	1	3	47	1
Pachyloidellus goliath	90	5	18	78	1



Figs. 14—20: *Pachyloidellus goliath* n. sp. Figs. 14—19: holotipo macho, El Cóndor, Pampa de Achala (MACN 8756); 14) escudo dorsal, tergitos libres, opérculo anal, coxas IV, trocánter y fémur derechos, vista dorsal; 15) coxa, trocánter, fémur, patela y tibia derechos, vista ventral; 16) coxa, trocánter, fémur y patela derechos, vista lateral; 17) oculario, vista posterior; 18) extremo apical del pene, vista lateral; 19) idem, vista dorsal. Fig. 20: alotipo hembra, igual localidad (MACN 8757), escudo dorsal, tergitos libres, opérculo anal, coxas IV, trocánter y fémur derechos, vista dorsal. Escalas: 2 mm en figs. 14, 15, 16, 20; 1 mm en fig. 17; 0,2 mm en figs. 18, 19.

distal, fila de tubérculos o pequeñas apófisis de ápice redondeado, sobre el borde prodorsal; hilera subparalela de apófisis agudas, algo mayores, sobre el borde proventral; apófisis retrolateral, levemente arqueada, en la mitad del artejo (ausente o vestigial en 40 % de los fémures estudiados, pudiendo haber asimetría en un mismo individuo); dos gruesas apófisis ventrales proximales, toman posición subhorizontal, la mayor hacia medial y la otra en sentido opuesto; hilera ventral de tubérculos pequeños, en la mitad distal; ápice con cinco apófisis: retrodorsal apical cónica, pequeña (en su base, grupo de granos sobre el borde distal), subapical más gruesa y larga; prodorsal curvada en gancho hacia posterior; retroventral apical suavemente sigmoidea y dirigida hacia atrás, y subapical grande, hacia adentro. Patela granulosa, gránulos retroventrales altos y agudos. Tibia con hilera de granos altos, mayores y acuminados en la cara ventral; sendas apófisis apicales a ambos lados de la articulación con el metatarso; apófisis espiniforme proximal en la cara retrolateral. Pene: extremo apical del tronco con ocho pares de espinas laterales.

Hembra. Todas las áreas del escudo inermes, con granulación aún menos conspicua que en el macho; tergitos libres y opérculo anal con hileras de gránulos puntiagudos. Pata III, tibia y fémur con dos hileras ventrales de gránulos agudos. Pata IV. Coxa con apófisis cónica pequeña. Trocánter con una pequeña apófisis espiniforme retroapical. Fémur apenas curvado, provisto de hileras de gránulos; éstos son altos y agudos (casi como apófisis diminutas) en posición proventral, así como unos pocos en el borde retroventral; una apófisis retroapical pequeña, y una retrodorsal subapical apenas menor. Patela y tibia, granulación como en el macho, apófisis retrolateral proximal rudimentaria.

Comparación y diagnosis: Los machos de *P. goliath* se caracterizan por el escaso desarrollo de los tubérculos del escudo dorsal, en contraste con las otras dos especies del género. La armadura del cuarto par de patas es también una importante diferencia, principalmente respecto de *P. butleri*. De las tres especies, *P. goliath* es la menos granulosa y la que alcanza mayor tamaño. Las hembras de esta especie se distinguen de *P. butleri* por el índice del oculario (en general más ancho que alto en la nueva especie, la inversa en la especie de Thorell), así como por el menor desarrollo de la apófisis retroapical del fémur IV. Ninguno de estos caracteres es útil para diferenciar las hembras de *P. goliath* y *P. fulvigranulatus*, pudiendo en este caso considerarse la granulación del escudo, más conspicua en esta última (como referencia pueden tomarse los granos del área V, de tamaño similar a los del área IV en *fulvigranulatus*, en tanto en *goliath* son visiblemente mayores).

Material estudiado: ARGENTINA. Provincia de Córdoba. El Cóndor, Pampa de Achala, 21 ene. 1988 (L. Acosta), holotipo macho (MACN 8756); iguales datos, alotipo hembra (MACN 8757); iguales datos, 1 macho y 1 hembra paratipos (CDA); iguales datos, 7 machos, 3 hembras (CDA); id. loc., 3 ene. 1984 (L. Acosta), 6 machos, 7 hembras (CDA); id. loc., 19 nov. 1983 (M. E. Galiano), 8 machos, 10 hembras, 3 juv. (MACN 7968); La Posta, Pampa de Achala, 20 mar. 1982 (L. Acosta), 1 hembra (CDA); id. loc., 8 feb. 1982 (L. Acosta), 1 hembra (CDA); La Ventana, Pampa de Achala, 8 feb. 1982 (L. Acosta), 5 machos, 1 hembra (CDA); iguales datos, 2 machos, 1 hembra (CDA); Pampa de Achala, cruce de antigua ruta con Cno. al colegio P. Liqueno, 16 ago. 1981 (L. Acosta), 1 macho (CDA); Pampa de Achala, Cno. a Paso de Piedras a 1 km de Altas Cumbres, 20 mar. 1982 (L. Acosta), 1 macho, 2 hembras (CDA); Pampa de Achala, Cno. al colegio P. Liqueno a 1 km de Altas Cumbres, 20 mar. 1982 (L. Acosta), 1 macho (CDA); Pampa de Achala, 2 may. 1973 (C. Stiebel), 4 machos, 4 hembras (MACN 7969); id. loc., 7 feb. 1981 (E. Maury), 3 machos, 1 hembra (MACN 7970); id. loc., 1 may. 1979 (A. Barrio), 1 hembra, 1 juv. (MACN 7971); Casilla Negra, entre Copina y El Cóndor, 24 sep. 1987 (L. Acosta), 1 macho, 1 hembra (CDA); Mina Clavero [localidad dudosa], 13 mar. 1968 (M. Stiebel), 1 macho (MACN 7967); Los Gigantes, 10 jun. 1986 (L. Acosta, A. Peyroti, R. Pizzi), 1 macho (CDA); id. loc., 29 abr. 1964 (J. M. Gallardo), 1 macho y 1 hembra paratipos (MACN 8758); iguales datos, 1 macho, 10 hembras, 1 juv. (MACN); Cuchilla Nevada, 18 ene. 1984 (L. Acosta), 1 macho (CDA); ex ruta 20, 6 km al este de Cuchilla Nevada, 19 ene. 1984 (L. Acosta), 3 machos, 4 hembras (CDA); La Cumbrecita, dic. 1941 (M. Viana), 1 macho paratipo (MACN 1114).

Zoogeografía y bioecología

A excepción de unas pocas localidades, el área ocupada por *Pachyloidellus* coincide apreciablemente con las Sierras Pampeanas de Córdoba, San Luis y Santiago del Estero (fig. 21). Las tres especies son marcadamente orófilas, y sus capturas se verifican típicamente en sitios con afloramientos rocosos y regularmente húmedos.

Pachyloidellus butleri es la especie con distribución más amplia. La mayoría de los hallazgos corresponden al área serrana, donde es muy frecuente, pero también la he colectado en localidades fuera de ella (Río Segundo, Río Tercero, Río Cuarto). En todos estos casos, los ejemplares estaban próximos a las márgenes de ríos provenien-

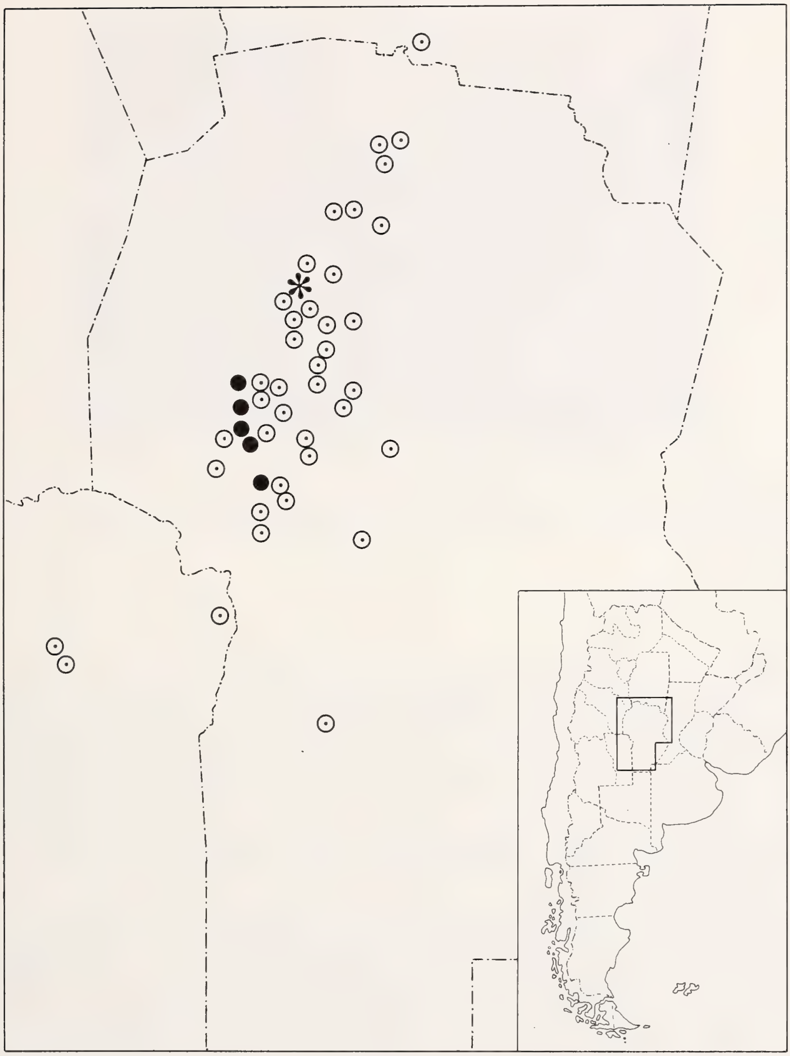


Fig. 21: Localidades estudiadas de *Pachyloidellus butleri* (círculos blancos), *P. fulvigranulatus* (asterisco) y *P. goliath* (círculos negros). En el recuardo inferior derecho, ubicación geográfica del área representada.

tes de las sierras, lo que quizás represente una vía de dispersión fuera de su ambiente característico. Según cita Ringuelet (1959) y comprobé personalmente, un par de lotes de esta especie provienen de Buenos Aires (MACN 4762) y Entre Ríos (MACN 4769), pero su presencia en dichas localidades deberá confirmarse. También es dudosa la presencia de *P. butleri* en »San Juan« (Thorell 1877; cf. lo dicho sobre la localidad tipo).

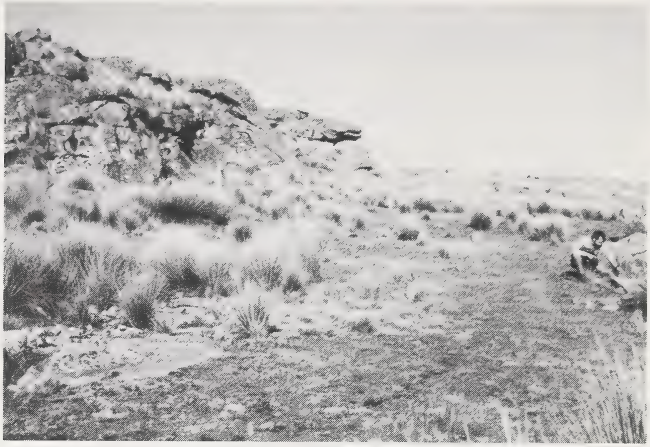


Fig. 22: Aspecto de Pampa de Achala (Sierras Grandes, provincia de Córdoba, Argentina), cerca de El Cóndor, localidad tipo de *Pachyloidellus goliath*.

Existen poblaciones de *P. butleri* en áreas urbanas de la ciudad de Córdoba. He colectado especímenes en una vivienda de Barrio Nueva Córdoba, sector antiguamente de barrancas de loess, y cuya completa urbanización es relativamente reciente. Los opiliones fueron hallados en un pequeño patio, no cuidado, con terreno en fuerte desnivel y pastizal alto; con luz U.V. el mayor número de ejemplares se detectó en proximidades de una grieta entre el terreno y una pared, que los animales usaban como refugio. Otros hallazgos en la ciudad corresponden a los Barrios Nueva Italia, Ayacucho y Parque Horizonte.

El aspecto más interesante de la distribución de *Pachyloidellus* es sin duda la separación altitudinal de sus especies. Como menciono en otro trabajo (Acosta en prensa a), el factor altitud determina en las sierras de Córdoba la presencia de tres »pisos de vegetación« (Luti et al. 1979): el bosque serrano (500—1300 m s.n.m.), el romerillal (1300—1600 m) y los pastizales y bosquecillos de altura (1600 m en adelante). Este último piso, aunque presente en las otras dos cadenas del sistema, es más significativo en el Cordón Central o Sierras Grandes, donde se extiende sin interrupción desde las Cumbres de Gaspar al norte, hasta la Sierra de Comechingones por su extremo sur. Desde los 1900 m las condiciones climáticas se hacen más frías y húmedas, permitiendo reconocer dos »subpisos« en los pastizales de dicho cordón; esto tiene su reflejo en la biota, ya que el subpiso superior (»altas cumbres«) alberga endemismos animales y vegetales, a la vez que representa un límite de distribución para numerosas especies serranas.

Las capturas de *P. butleri* en la zona serrana se verifican tanto en sectores de bosque serrano, como de romerillal y pastizal. Su distribución en las sierras excluye sólo el mencionado subpiso superior, en el Cordón Central, así como la cima del Cerro Uritorco, sectores ocupados por *P. goliath* y *P. fulvigranulatus* respectivamente.

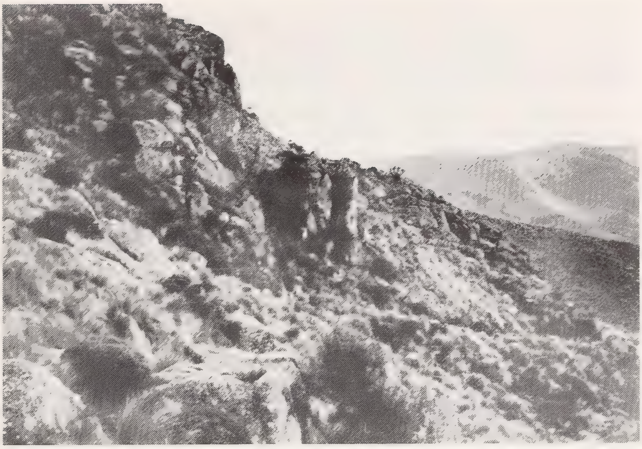


Fig. 23: Cerro Uritorco (Sierras Chicas, provincia de Córdoba, Argentina): hábitat de *Pachyloidellus fulvigranulatus* (1800 m s.n.m.).

Pachyloidellus goliath es un conspicuo endemismo de las »altas cumbres« (fig. 22). De acuerdo con las propias capturas, sus localidades de menor altitud son Casilla Negra (1900 m) y Los Gigantes (1900 m); no fue encontrada la especie en Pampa de San Luis (1900 m), donde en cambio se colectó *P. butleri*. Aproximadamente ésa sería la altitud de la franja de contacto entre ambas formas. La geonemia de estas dos especies recuerda la distribución de los dos *Urophonius* (Scorpiones, Bothriuridae) presentes en la provincia: *U. achalensis* Abalos & Hominal, limitado al subpiso superior de los pastizales de altura, y *U. brachycentrus*, en el resto de las sierras, y aún avanzando sobre el espinal (Acosta 1988, 1989). En algunas localidades *P. goliath* es simpátrida del opilión más diminuto de la provincia, el trienoníquido *Ceratomontia centralis* Maury & Roig Alsina, presente en los tres pisos.

En determinados sitios de Pampa de Achala la especie es notablemente abundante. En la localidad tipo, por ejemplo, llegué a reunir con luz U.V. hasta 500 individuos, en 1,5 a 2 horas de búsqueda. Los ambientes más propicios para *P. goliath* son los sitios al abrigo del viento, con numerosos refugios en grietas de rocas y bloques sueltos. La fluorescencia de estos opiliones permitió estudiar su ciclo de actividad, a lo largo de 16 meses. Los resultados — que serán oportunamente publicados — muestran que la actividad de la especie es marcadamente estival, con una caída abrupta del número de ejemplares entre mayo y septiembre. La secreción defensiva de estos animales es muy fuerte, y produce un olor similar al de la »chinche molle« (Insecta, Phasmodea), lo que quizás les haya valido el nombre »chichina« con que los conocen los lugareños de Pampa de Achala. Observaciones sobre los mecanismos de secreción en esta especie, así como el análisis químico de dicha sustancia pueden ser consultados en Acosta et al. (1993).

Por su parte, *P. fulvigranulatus* ha sido hallado hasta el momento sólo en el sector más elevado del Cerro Uritorco, y es probablemente el opilión con distribución más restringida en la provincia de Córdoba. El ambiente donde colecté esta especie es un típico pastizal de altura, y recuerda, por su fisonomía y humedad, a algunos sitios de Pampa de Achala, aunque por cierto con mayor pendiente (fig. 23). A los 1800 m, en un sector protegido del viento, con numerosos afloramientos rocosos y bloques sueltos, hallé una considerable concentración de ejemplares. Poco más abajo (1750 m) capturé un par de ejemplares de *P. butleri*, y escasos 100 m antes, una hembra aislada de *P. fulvigranulatus*. Posiblemente a esta altura se sitúa la franja de contacto entre las poblaciones de ambas especies. A menor altitud que la mencionada sólo fue posible colectar *P. butleri*.

Es importante notar que los pastizales naturales se extienden a todo lo largo de las cumbres de las Sierras Chicas, pero en la cima del Cerro Uritorco — el pico más alto de esta cadena — parecen tener un carácter particular. Según Luti et al. (1979), los pastizales de ese cordón serrano serían equivalentes al »subpiso inferior« del pastizal de altura de las Sierras Grandes, excepto precisamente la porción superior del Cerro Uritorco, donde imperan condiciones similares al »subpiso superior«. Considerando que la especie más parecida a *P. fulvigranulatus* es *P. goliath*, habitante de las altas cumbres — sitio al que tampoco llega *P. butleri* —, quedan planteadas cuestiones filogenéticas y biogeográficas muy interesantes. He revisado otros sectores del plastizal superior de las Sierras Chicas, tal como en inmediaciones del »Mástil« que domina la localidad de Los Cocos (1600 m) y el camino que cruza este cordón entre La Cumbre y Ascochinga (punto más elevado a 1500 m), pero en ambos sitios sólo hallé *P. butleri*. Este es el primer caso en que se señala un posible endemismo en la fauna de altura del Cerro Uritorco.

Agradecimientos

Por el préstamo de especímenes estudiados agradezco al Dr. Emilio Maury (MACN), Lic. Ricardo Arrozpide (MLP), Dott. Orsetta Elter (MZT), Dr. Torbjörn Kronestedt (NRE) y Dr. Manfred Grasshoff (SMF). Durante mis viajes de recolección recibí la valiosa ayuda de los biólogos Raúl Pizzi, Francisco Pereyra y Alfredo Peretti. Estoy asimismo muy reconocido al Dr. Maury por la lectura del manuscrito, al Dr. Axel Bachmann y a James Cokendolpher por sus sugerencias sobre una versión preliminar del texto, y al Dr. Jochen Martens por la corrección del resumen en alemán. Esta contribución se basa en parte de mi trabajo de Tesis Doctoral (Acosta, 1989), dirigida por el Dr. Maury.

Resumen

Se revalida y revisa el género argentino *Pachyloidellus* Müller, anteriormente considerado sinónimo posterior de *Acanthopachylus* Roewer. Se determina que *Sphaleropachylus* Mello-Leitão debe pasar a su sinonimia, de lo cual resultan dos nuevas combinaciones: *Pachyloidellus butleri* (Thorell) (= *Pachyloidellus fuscus* Müller = *Pachylus gouldii* Weyenbergh = *Petrocchia lesserti* Mello-Leitão) y *Pachyloidellus fulvigranulatus* (Mello-Leitão). La identidad taxonómica de esta última es aclarada, y la especie es redescripta. *Pachyloidellus crassus* Roewer es transferida a *Pachylus* Koch. Se describe una nueva especie, *Pachyloidellus goliath*, sumando con ella tres especies válidas en el género. *Pachyloidellus* se distribuye en las sierras de Córdoba-San Luis, Argentina central, siendo *P. fulvigranulatus* y *P. goliath* probables endemismos del piso altitudinal superior de sendos cordones serranos. Se proporcionan datos de distribución geográfica y biología.

Zusammenfassung

Die argentinische Gattung *Pachyloidellus* Müller, früher als Synonym von *Acanthopachylus* Roewer angesehen, wird hier revalidiert und revidiert. *Sphaleropachylus* Mello-Leitão wird als Synonym erkannt. Daher folgen zwei neue Gattungs-Kombinationen: *Pachyloidellus butleri* (Thorell) (= *Pachyloidellus fuscus* Müller = *Pachylus gouldii* Weyenbergh = *Petrocchia lesserti* Mello-Leitão) und *Pachyloidellus fulvigranulatus* (Mello-Leitão). Die taxonomische Identität der letzteren Art wird geklärt, und sie wird wiederbeschrieben. *Pachyloidellus crassus* Roewer wird zu *Pachylus* Koch gestellt. Zum Schluß wird eine neue Art beschrieben: *Pachyloidellus goliath*. Daraus ergeben sich insgesamt drei gültige Arten für die Gattung. Die *Pachyloidellus*-Arten leben in den Bergen von Córdoba-San Luis (Zentral-Argentinien); *P. fulvigranulatus* und *P. goliath* sind wahrscheinlich Endemiten der jeweils höheren Vegetations-Gürtel zweier Gebirgsketten. Angaben über geographische Verbreitung und biologische Beobachtungen werden dargestellt.

Bibliografía

Acosta, L. E. (1983): Sobre la fluorescencia del tegumento en Opiliones (Arachnida). — Historia Natural 3 (23): 193—195.

Acosta, L. E. (1986): Las citas de *Pachylus chilensis* para la Argentina (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). — J. Arachnol. 14 (1): 117—118.

Acosta, L. E. (1988): Contribución al conocimiento taxonómico del género *Urophonius* Pocock, 1893) (Scorpiones, Bothriuridae). — J. Arachnol. 16 (1): 23—33.

Acosta, L. E. (1989): La fauna de escorpiones y opiliones (Arachnida) de la provincia de Córdoba. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, pp. i—vi, 1—333.

Acosta, L. E. (en prensa, a): Escorpiones y opiliones de la provincia de Córdoba (Argentina): diversidad y zoogeografía. — Proc. XIIIth Europ. Coll. Arachnol.

Acosta, L. E. (en prensa, b): Die Typus-Exemplare der von Carl-Friedrich Roewer beschriebenen Pachylinae (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). — Senckenbergiana biol.

Acosta, L. E., T. I. Poretti & P. E. Mascarelli (1993): The defensive secretions of *Pachyloidellus goliath* (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae). — Bonn. zool. Beitr. 44: 19—31.

Canals, J. (1939): Nuevos opiliones de la Argentina. — Notas Mus. La Plata, 4 zool. (18): 143—156.

Capocasale, R. & L. Bruno Trezza (1964): Biología de *Acanthopachylus aculeatus* (Kirby, 1819) (Opiliones; Pachylinae). — Rev. Soc. Uruguaya Ent. 6: 19—32.

Galiano, M. E. & E. A. Maury (1979): Lista de los ejemplares típicos de »Arachnida« (Araneae, Opiliones, Scorpiones y Solifugae) depositados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales »Bernardino Rivadavia«. — Rev. Mus. Arg. C. Nat., Ent., 5 (11): 301—334.

Hieronymus, G. (1881): Sertum sanjuaninum. — Bol. Acad. Nac. Cienc., Córdoba 4 (1): 1—73.

Holmberg, E. L. (1878): Notas aracnológicas. Sobre los solpúgidos argentinos. — El Nat. Argent. 1 (3): 69—74.

Kirby, W. (1819): A century of insects, including several new genera described from his cabinet. — Trans. Linn. Soc. London 12: 375—453, lám. XXI—XXII.

Koch, C. L. (1839): Die Arachniden 7: 1—130, Taf. CCXVII—CCLII.

Latzina, F. (1899): Diccionario geográfico argentino, con ampliaciones enciclopédicas rioplatenses. 3° ed., J. Peuser (ed.), pp. 1—814, Buenos Aires.

Luti, R., M. B. de Solis, F. M. Galera, N. M. de Ferreira, M. Berzal, M. Nores, M. A. Herrera & J. C. Barrera (1979): Vegetación, en: Vázquez, J., R. Miatello & M. Roqué (dir.), »Geografía Física de la provincia de Córdoba«, pp. 297—368. Ed. Boldt, Buenos Aires.

Maury, E. A. & A. Roig Alsina (1982): Sobre la presencia de opiliones en las provincias argentinas de Mendoza y San Juan (Arachnida, Opiliones). — Neotropica 28 (79): 39—40.

Mello-Leitão, C. (1926): Notas sobre opiliones laniatores sul-americanos. — Rev. Mus. Paul. 14: 327—383.

Mello-Leitão, C. (1930): Gonyleptidas novos ou pouco conhecidos da Republica Argentina, da subfamilia Pachylinae. — Ann. Acad. Bras. Sc. 2 (3): 137—142.

Mello-Leitão, C. (1931): Notas sobre arachnideos argentinos. — Ann. Acad. Bras. Sc. 3 (2): 83—97.

Mello-Leitão, C. (1932): Opiliões do Brasil. — Rev. Mus. Paul. 17 (2° parte): 1—505, lám. I—LX.

Mello-Leitão, C. (1933): Alguns laniatores novos da Republica Argentina. — Ann. Acad. Bras. Sc. 5 (2): 55—59.

Mello-Leitão, C. (1935): Algumas notas sobre os Laniatores. — Arch. Mus. Nac., Rio de Janeiro 36: 89—116.

Mello-Leitão, C. (1939): Les arachnides et la zoogéographie de l'Argentine. — Physis 17 (49): 601—630.

Mello-Leitão, C. (1949): Famílias, subfamília e gêneros novos de opiliões e notas de sinonimia. — Bol. Mus. Nac., Zool. N° 94: 1—33.

Mischis, C. C. de. (1985): The earthworms (Annelida, Oligochaeta) from the Pampa de Achala (Córdoba, Argentina). — Megadrilogica 4 (5): 130—131.

Müller, A. (1918): Einige neue Gonyleptiden. — Zool. Anz. 49 (3—4): 89—94.

Muñoz-Cuevas, A. (1973): Sur les caractères génériques de la famille des Gonyleptidae (Arachnida, Opiliones, Laniatores). — Bull. Mus. natn. Hist. Nat., 3e. sér., n° 113, Zool. 87: 225—234.

Ringuelet, R. A. (1955): Noticias sobre opiliones del Uruguay. — Notas Mus. La Plata, 18 Zool. (163): 279—297.

Ringuelet, R. A. (1957a): Notícula sobre los opiliones del género *Shaleropachylus*, su amplitud y sinonimia. — Rev. Soc. Ent. Arg. 19 (3—4): 49—50.

Ringuelet, R. A. (1957b): Biogeografía de los arácnidos argentinos del orden Opiliones. — Contrib. Cient. Fac. C. Ex. Nat., Buenos Aires 1 (1): 1—33.

Ringuelet, R. A. (1959): Los arácnidos argentinos del orden Opiliones. — Rev. Mus. Arg. C. Nat., C. Zool. 5 (2): 127—439, lám. I—XX.

Ringuelet, R. A. (1962): Un nuevo opilión de fauna de altura y observaciones sobre las vinculaciones evolutivas en algunos Pachylinae (Arachnida). — Rev. Soc. Ent. Arg. 23 (1—4): 1—6.

Roewer, C. F. (1913): Die Familie der Gonyleptiden der Opiliones-Laniatores. — Arch. Naturg. 79 A (4): 1—256, lám I.

Roewer, C. F. (1916): 52 neue Opilioniden. — Arch. Naturg. 82A (2): 90—158.

Roewer, C. F. (1923): Die Weberknechte der Erde. — G. Fischer, Jena, 1116 pp.

Roewer, C. F. (1929): Weitere Weberknechte III. III. Ergänzung der „Weberknechte der Erde", 1923. — Abh. naturh. Ver. Bremen 27 (2): 179—284, lám I.

Roewer, C. F. (1931): Weitere Weberknechte V. V. Ergänzung der „Weberknechte der Erde", 1923. — Abh. naturh. Ver. Bremen 28 (2): 101—164.

Roewer, C. F. (1943): Über Gonyleptiden. Weitere Weberknechte (Arachn., Opil.) XI. — Senckenbergiana 26 (1—3): 12—68.

Soares, B. A. M. & H. E. M. Soares (1954): Monografia dos gêneros de opiliões neotropicos. — Arq. Zool. Est. S. Paulo 8 (9): 225—302.

Soares, H. E. & M. J. Bauab Vianna (1972): Algunas notas sobre opiliones con la descripción de Allotypi y nuevas formas (Opiliones, Gonyleptidae). — Physis 31 (82): 203—218.

Sörensen, W. (1895): Viaggio del dottor Alfredo Borelli nella Repubblica Argentina e nel Paraguay. XVII. Opiliones Laniatores. — Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Torino 10 (210): 1—6.

Thorell, T. (1877): Sobre algunos arácnidos de la República Argentina. — Perіód. Zoológ. 2 (4): 201—218.

Thorell, T. (1878): Sobre algunos arácnidos de la República Argentina. — Boll. Acad. Nac. Cienc., Córdoba 2 (3): 255—272.

Weyenbergh, H. (1878): On two new species of the genus *Pachylus* Koch, from the Argentine Republic. — Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 19: 316—320.

Dr. Luis Eduardo Acosta, Cátedra de Diversidad Animal I, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Av. Vélez Sarsfield 299, 5000 Córdoba, Argentina.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 1—2	S. 19—31	Bonn, August 1993

The defensive secretions of *Pachyloidellus goliath* (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae)

Luis E. Acosta, Teresita I. Poretti & Patricia E. Mascarelli

Abstract. The defensive secretions of the Argentinian harvestman *Pachyloidellus goliath* and their spreading mechanism are studied here. It is established that they consist of two fluids: a colourless one, originating from the mouth, and a yellow one, produced by the scent glands. The former is of an aqueous nature, and reaches the gland opening and the lateral areae of the scutum by means of well-defined, tegumentary grooves; the yellow fluid is then injected into it, and diffuses along the grooves, so that the evaporation surface of the defensive substances becomes increased. A preliminary chemical analysis indicates that the gland fluid is composed by a mixture of phenols and quinones. What is known up to now about the dispersal mechanisms of the secretions within the order, as well as the chemical nature of the defensive compounds in Gonyleptoidea, are summarized.

Key words. *Pachyloidellus*, Gonyleptidae, Opiliones, Argentina, scent glands, defensive secretions.

Introduction

The presence of a pair of prosomal exocrine glands, whose secretions are considered to be mainly defensive (Holmberg 1986), is characteristic of the order Opiliones. While the presence of these glands is verified uniformly in the whole order, there are variations concerning the chemical nature of the produced substances, as well as the mechanisms used to direct the effects of these secretions toward the aggressor.

The first aspect was studied in about twenty species, of the suborders Palpatores and Laniatores (Eisner et al. 1978; Duffield et al. 1981; Roach et al. 1980; Wiemer et al. 1978). The secretions of Palpatores consist of short-chained acyclic compounds, including ketones, alcohols and an aldehyde; in one species, naphthoquinones were identified (Ekpa et al. 1985). The majority of the studied Laniatores secrete alkylated benzoquinones and phenols, although these substances might be only characteristic of the superfamily Gonyleptoidea (table 1), for in the sole Triaenonychidae examined (superfamily Travunioidea) bornyl esters and a dimethylphenilethylamine were found (Ekpa et al. 1984). Data on the chemistry of the secretions in other laniatorid groups are not available, nor in the Cyphophthalmi.

Quite larger is the diversity of the delivery mechanisms of the repellent products (table 2), which range from a simple evaporation through the gland opening (Juberthie 1961 b), to a deliberate directing at the aggressor by means of the forelegs (Juberthie 1961 a; Eisner et al. 1971). In several species of the family Cosmetidae, the previous appearance of an aqueous fluid of enteric origin was described; this fluid reaches the gland opening and then receives the discharge of the gland products (Eisner el al. 1971, 1977). A similar procedure was reported in one Stygnommatidae (Duffield et al. 1981) and a Phalangiidae (Clawson 1988), although without a definitive demonstration.

In the present article we describe the defensive secretions of *Pachyloidellus goliath* Acosta (Gonyleptidae, Pachylinae), an endemic species from the higher altitudinal belt of the Sierras Grandes, province of Córdoba, Argentina (Acosta 1993). The large size of this arachnid, as well as its abundance and easy collection indicated it as a very suitable material for study. It is simple to elicit the emission of secretions in this species. Just by seizing an example — by hand or with forceps —, the appearance of a clear, odorless fluid, that usually forms a pair of droplets between the scutum border and the basis of legs II and III, is almost immediately detected. This liquid becomes gradually opalescent and yellowish, at the time that it begins to move along the lateral areae of the scutum. At this moment a strong, sour odour is perceived, very conspicuous and characteristic, similar to that produced by the insect called "chinche molle" (*Agathemera crassa* Blanchard, Phasmodea). This resemblance possibly gave the common name to these opilions. As cited by Ringuelet (1959), referring to an unpublished version of Frers, in some places of the Sierras de Córdoba the name "chinchina" is applied to *Pachyloidellus butleri* (Thorell), whose secretions, regarding their odour, are like those of *P. goliath*; the latter is known by the inhabitants of Pampa de Achala as "chichina" (F. Pereyra, R. Pizzi, pers. comm.), maybe as a deformation of the former name.

The observation of a clear liquid that turns to yellowish suggested us the possibility that in *P. goliath* two fluids of different composition and origin indeed exist, as described in Cosmetidae (Eisner et al. 1971, 1977). A careful analysis confirmed this mechanism (a colourless liquid coming from the mouth, a yellow one secreted by the glands), whose details are hereby described. We provide as well observations on the gland morphology and the chemistry of the involved substances.

Materials and Methods

The material of *Pachyloidellus goliath* — 258 males and 227 females — was collected with U. V. light (Acosta 1983) and by turning over stones at the locality of El Cóndor, Pampa de Achala, Córdoba, in October and December 1988 and January 1989. In the laboratory, the specimens were maintained in 30 x 30 x 30 cm terraria, and fed with pieces of fresh killed *Musca domestica* L. In the beginning of the research, we had a great mortality of specimens, due principally to the high temperatures of the city of Córdoba; a rearing chamber, so as to recreate the colder climatic conditions of Pampa de Achala, was unfortunately not available to us. To prevent that effect, the terraria were kept outdoors during the night, and part of the day in the refrigerator (approximately 12 °C), with good results.

The dissection of the glands and the observation of the displacement of the secretions were carried out under stereomicroscope.

To obtain the secretions in a small quantity, the manipulation of the specimens normally suffices, but to get them in larger amounts — for example, for the chemical analysis — it was necessary to gently squeeze the animal's body with forceps. A second "milking" procedure was to apply a faint electrical stream (6 Volts) on the membranous coxa-trochanter joint of the two first pairs of walking legs.

For the chemical analysis, the yellow secretion was collected by absorption with pieces of filter paper (3 x 5 mm), touching the emission zone, and then extracted with methylene chloride previously dried with calcium chloride. This solution was allowed to concentrate by mild evaporation at room temperature, and the stock stored at —4 °C for analysis. The following methods were employed in it: Thin-layer chromatography (TLC, Merk DC Alufolien Kieselgel 60F 254), mass spectrometry (Finnigan Mass Spectrometer), gas chromatography (GLC, Varian 2400) and infrared spectrophotometry (Nicolet I. R. Spectrophotometer). The colourless secretion was taken from the mouth region with a Pasteur micropipet, just before it mixed with the yellow fluid, and then analyzed by I. R. spectrophotometry.

Results

Morphology of the glands

Like in other harvestmen, the scent glands of *P. goliath* are comparatively large with relation to the animal's size (2,1—3,1 mm long, for scutum lengths between 8,5 and 11,6 mm), and they occupy a great part of the prosoma. Their aspect parallels a "bagpipe", i. e., a simple sac, with a narrowed, short outlet. When filled with secretion, the colour of the glands is yellowish — by transparence of their contents —, and they become whitish or greyish if empty.

Each gland opens through an orifice, situated on the anterolateral angle of the carapace, on a slight tegumentary mound near the second pair of legs (figs 2, 3). This opening is a kind of oblique split, directed backwards and a little sidewards, and appears obliterated by a whitish substance, which has irregular, crevice-like spaces, through which the gland fluid comes out.

Origin and spreading of the secretions

Colourless fluid: As already mentioned, the first to be observed when a specimen is disturbed is the colourless liquid, that moves by capillary action from the mouth to the dorsal scutum, along tegumentary grooves. A simple experience, based on Eisner et al. (1971), allowed us to confirm the enteric origin of this fluid. Ten examples were fed during a week with water containing a non-absorbable dye (Ponceau 4 R); after this time we observed that the clear mouth exudate had turned to a light pink colour.

The mouth is sourrounded by four membranous lobes (coxapophyses), which are extensions of the pedipalps and legs I coxae (figs 1—3). The liquid canalizes between the coxapophyses of the pedipalp and leg I of each side, following then an ample channel between the same coxae — very movable —, up to the scutum border. A second way passes between the coxapophyses I and the labium, that guides the liquid to a cleft delimited by the coxae I and II — scarcely movable —, to reach the dorsal surface between the respective legs. The joints of the coxae II, III and IV are unmovable, and are fastened together by a dentated edge (fig. 1). In some specimens killed by chilling it was possible to see how the clear liquid — that evidently began to be secreted—cristallized in the mentioned grooves, giving us additional proof for the direct observations. The two ways described convey the fluid to a channel delimited between the carapace border and the coxae I, II and III, and which ends above the latter. The dorsal faces of the coxae I and II bear apophyses bordering that space, that possibly act to avoid its collapse; we didn't observe these apophyses to intervene in the liquid displacements. From this lateral channel, the clear fluid ascends through a notch that interrupts the rebordered margin of the scutum (above leg II), and that bifurcates into two grooves (fig. 3). One of them, short and narrow, leads to the gland opening. The other, narrow on the beginning but wide on the rest, extends along the scutums margin, up to its posterolateral corner; this groove is limited by a row of low granules and the scutum border itself (fig. 2).

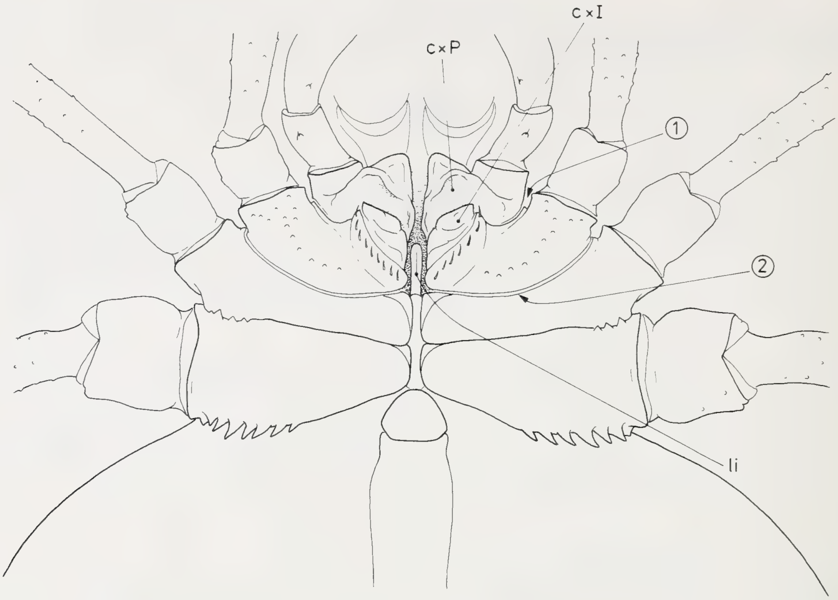


Fig. 1: Morphology of the mouth region and associated structures of *Pachyloidellus goliath*, ventral view. cxP: coxapophyses of the pedipalps, cxI: coxapophyses of the first pair of legs, 1: channel between the pedipalps and first pair of legs coxae, 2: channel between the coxae of legs I and II, li: labium.

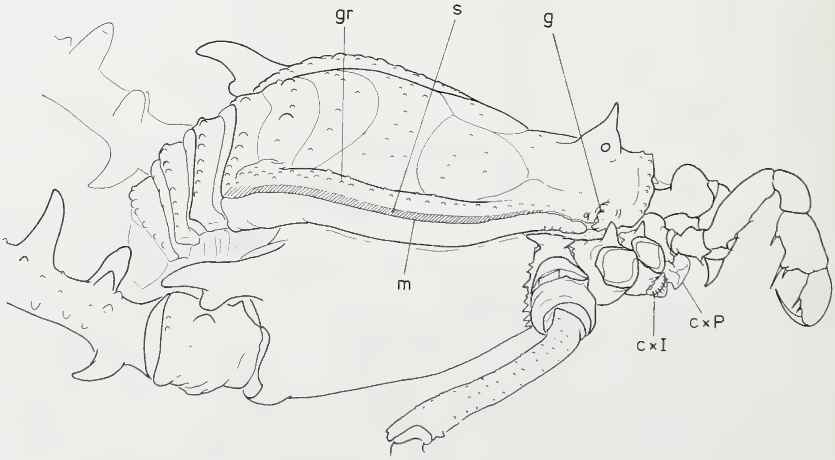


Fig. 2: Male of *Pachyloidellus goliath*, lateral view. gr: granules, s: lateral groove of the scutum (the hatching indicates the fluid displacement), m: scutum margin, g: gland opening; other references like fig. 1.

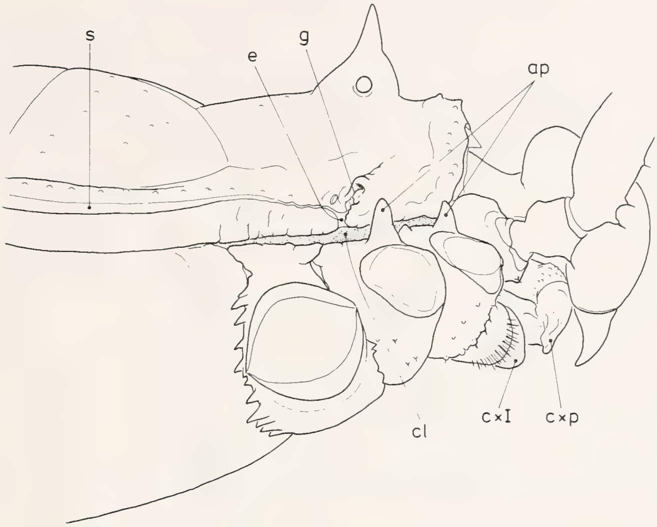


Fig. 3: Detail of structures around the gland opening. e: notch on the rebordered carapace edge, cl: lateral channel above the coxae I, II and III, ap: dorsal apophyses of coxae I and II; remaining references like figs 1 and 2.

Yellow fluid: Once the clear liquid reaches the gland opening the second fluid appears; its coloration varies from light yellow to orange. This substance is intermittently discharged into the mouth exudate, reaching by diffusion all the places previously occupied by it (the mouth region included); both liquids evaporate together a little later. By interrupting the normal displacement of the clear fluid toward the scutum, by absortion with filter paper on the channels between and above the coxae, we observed that the yellow liquid accumulated at the gland threshold, probably too dense to run by itself along the scutum laterals. This suggests that the main function of the colourless liquid is to dilute and disperse the glandular secretion, the true repugnatory substance.

Comments: The specimens of *P. goliath* seem to be easily disturbed, judging from their quickness in emitting their secretions. It is sometimes possible to perceive the characteristic odour merely by lifting up the terrarium cover or by turning over the stones under which they shelter in their natural habitat. The secretions are normally released in very little amounts, and are detected more by their odour than visually. A careful observation reveals that the lateral grooves of the scutum are moist, coated with a thin and scarcely conspicuous pellicle of liquid.

It is clear that our conditions of observation represent extreme circumstances for the animal, that provoke the fluids oozing in large amounts, overflowing in many cases the described tegumentary channels. Of 80 individuals to which electric stimulation was applied, three expulsed the yellow liquid as a jet, a way of emission that is common in some Triaenonychidae (Lawrence 1938; Maury 1987) but absolutely exceptional in our species.

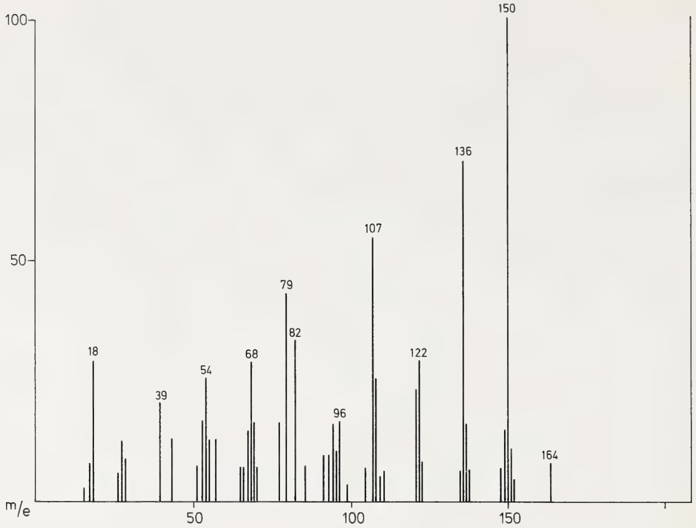
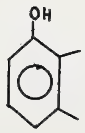


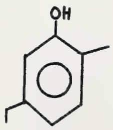
Fig. 4: Mass spectrometry of the glandular secretion (Finnigan Mass Spectrometer, EV = 70, T° = 50 °C, EMV = 1300 V).

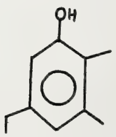
Chemical analysis

Yellow fluid: As a first approach we carried out a TLC, using chloroform-benzene-methanol (15:5:2) as solvent, observing the presence of three compounds, one of them prevalent. We repeated the essay by varying the solvent (chloroform-ethanol-methanol, 15:5:5), without differences in the spot resolution.

Assuming the existence of only three components, we made a mass spectrometry (fig. 4). The results allowed us to detect three phenols: 2,3-dimethyl, 2-methyl-5-ethyl and 2,3-dimethyl-5-ethylphenol. Schematically:







Rupture patterns	122	136	150
	107	121	136
	91	107	135
		91	91
		77	

These rupture patterns are equivalent to those obtained by Duffield et al. (1981) in *Stygnomma spinifera* for the same compounds. Coincidently, the quinones found in different Gonyleptoidea (table 1) possess a similar molecular weight, and the same kind of substituents, what would yield exactly the same rupture patterns to those obtained from the phenols.

With the aim to determine with certitude the number of involved compounds, we made a gas chromatography, obtaining a chromatogram that indicates the presence of six compounds (fig. 5). To elucidate if they are phenols or quinones, we made use

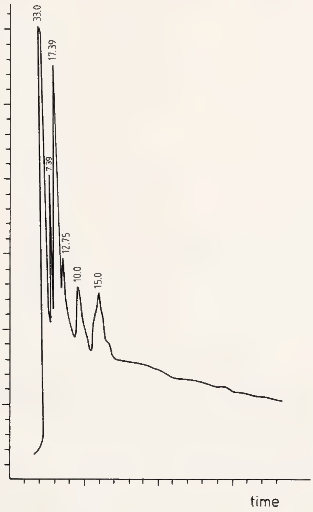


Fig. 5: Gas chromatography (N/H) of the glandular secretion (Varian 2400).

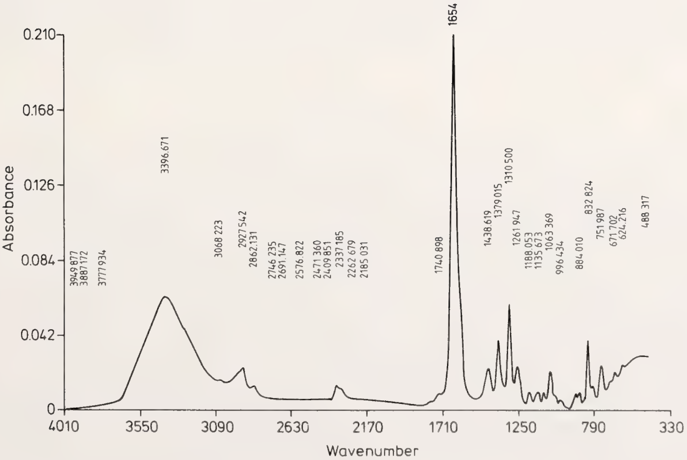


Fig. 6: Infrared spectrophotometry of the glandular secretion (Nicolet I. R. Spectrophotometer). Absorption bands: alcohols from 3200 to 3400, quinones from 750 to 1750.

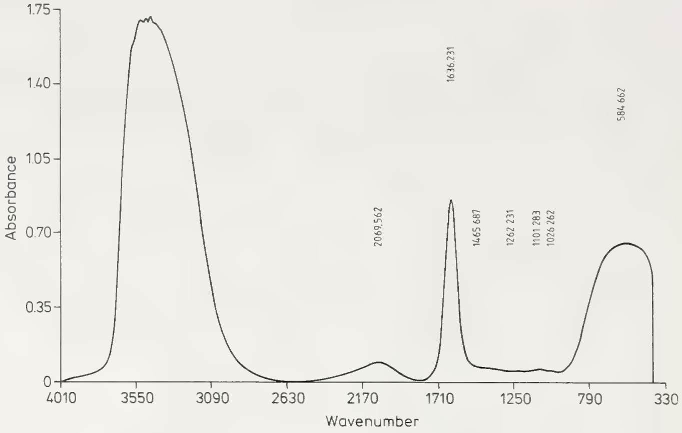


Fig. 7: Infrared spectrophotometry of the mouth exudate.

of an I. R. spectrophotometry (fig. 6), where the characteristic peaks of ketones (quinones) were observed, but also one peak corresponding to the alcohols (phenols) in a relatively low proportion of the total sample.

With these results, the yellow secretion is likely to be a mixture of quinones and phenols. These are, in accordance to the obtained data: 2,3-dimethyl-1,4-benzoquinone, 2,3,5-trimethyl-1,4-benzoquinone, 2,3-dimethyl-5-ethyl-1,4-benzoquinone, 2,3-dimethylphenol, 2-methyl-5-ethylphenol, 2,3-dimethyl-5-ethylphenol. We were not able to compare these analyses with authentic samples of the same substances; for this reason, they should be regarded as subject to confirmation.

Colourless fluid: The mouth exudate showed an infrared spectrum (fig. 7) practically coincident with that of water (verified with a spectrum of the Sigma Chemical Compounds Library), the trace elements being undetectable.

Discussion

According to Holmberg (1986), the suborder Laniatores is the only one whose defensive secretions are composed by two fluids. Actually, this was only proved in one species of Gonyleptidae, four of Cosmetidae, and — tentatively — one of Stygnommatidae (table 2). It is nevertheless possible that in the first family the phenomenon occurs more widespread. Recently, Clawson (1988) cited for the first time the mixture of oral and glandular fluids in one Palpator, *Leiobunum vittatum* (Say) (Phalangiidae), but he gave no further details of his observations.

The emission of the enteric liquid in *P. goliath* is clearly related to the delivery mechanism of the repellent substance used by this species. Within the order Opiliones an ample variety of such mechanisms occurs (table 2). In most cases special devices and/or behavioral patterns are observed, that increase the repellent effects. This is achieved basically in two ways: (1) the opilion distributes the substance on its body, increasing the evaporating surface like a "chemical shield"

Table 1: Summary of the published data on the chemistry of the defensive secretions in the superfamily Gonyleptoidea.

Family	Species	Chemical composition								References
		Quinones				Phenols				
		1	2	3	4	5	6	7	8	
Gonyleptidae	*Acanthopachylus aculeatus*	+	+	+	—	—	—	—	—	Fieser & Ardao 1956
	Pachyloidellus goliath	+	+	—	+	+	+	+	—	This article
	Nesopachylus monoceros	+	+	—	—	—	—	—	—	Roach et al. 1980
	Zygopachylus albomarginis	+	—	—	—	—	(*)	—	+	Roach et al. 1980 Eisner et al. 1977
Stygnommatidae	*Stygnomma spinifera*	—	—	—	—	+	+	+	—	Duffield et al. 1981
Cosmetidae	*Vonones sayi*	+	+	—	—	—	—	—	—	Eisner et al. 1971
	Paecilaemella eutypta	+	+	+	—	—	—	—	—	Eisner et al. 1977
	Paecilaemella quadripunctata	+	+	—	—	—	—	—	—	Eisner et al. 1977
	Cynorta astora	—	—	—	—	+	+	—	—	Eisner et al. 1977
	Cynorta nannacornuta	+	+	—	—	—	—	—	—	Roach et al. 1980
	Eucynortula albipunctata	—	—	—	—	+	+	—	—	Roach et al. 1980

Notes: (1) = 2,3-dimethyl-1,4-benzoquinone, (2) = 2,3,5-trimethyl-1,4-benzoquinone, (3) = 2,5-dimethyl-1,4-benzoquinone, (4) = 2,3-dimethyl-5-ethyl-1,4-benzoquinone, (5) = 2,3-dimethylphenol, (6) = 2-methyl-5-ethylphenol, (7) = 2,3-dimethyl-5-ethylphenol, (8) = 2,3,4-trimethylphenol, (*) = Eisner et al. (1977) "tentatively" report a methylethylphenol, not identified.

that surrounds the animal, and (2) the harvestman attempts to put the substance in contact with the aggressor, by darting it as a jet or by directing it with the legs. *P. goliath* belongs to the first category.

A spreading mechanism similar to that observed in our species was described for representatives of Biantidae, Phalangodidae and Stygnommatidae (table 2); in all cases there are well-defined grooves along the scutum's lateral areae, where the fluids flow. In *Zygopachylus albomarginis* Chamberlin (Gonyleptidae, Cranainae) the secretions run near the borders of the scutum as well, but not in grooves, and following a row of tubercles instead (Cokendolpher 1987); the described morphology of grooves and notch is however similar in this species to that of *P. goliath* (L. E. A., pers. obs.). In the case of *Pachyloides thorellii* Holmberg — the only Gonyleptidae Pachylinae mentioned up to now in the literature — it was supposed that the liquid

Table 2: Mechanisms of delivery of the defensive secretions in the order Opiliones. (P): Palpatores, (L): Laniatores, (C): Cyphophthalmi. The author who described each mechanism is indicated after the specific name.

1. — Evaporation from the gland opening or its surrounding, without liquid displacement.

1.1. Exhalation of odour from the ozopore, with small or no emission of liquid.

Phalangiidae (P):	*Rhampsinitus levis* / Juberthie 1961b

1.2. Emission of a secretion globule at the gland opening.

Phalangiidae (P):	*Phalangium opilio* / Juberthie 1961b
Phalangodidae (L):	*Querilhacia querilhaci* / Juberthie 1961b
Travuniidae (L):	*Peltonychia clavigera* / Juberthie 1961b
Triaenonychidae (L):	*Adaeulum robustum* / Lawrence 1938

2. — Mechanisms that increase the evaporating surface.

2.1. Emission as fine spray, that moistens the animal's dorsum.

Leiobunidae (P):	*Leiobunum formosum* / Blum & Edgar 1971
	Leiobunum speciosum / Blum & Edgar 1971

2.2. Displacement of the liquid along the lateral areae of the scutum.

2.2.1. The liquid runs by capillarity in tegumentary grooves.

Biantidae (L):	*Metabiantes leighi* / Lawrence 1938
Phalangodidae (L):	*Scotolemon lespesi* / Juberthie 1961b
	Scotolemon doriae / Juberthie 1961b
	Scotolemon lucasi / Juberthie 1961b
Stygnommatidae (L):	*Stygnomma spinifera* (2) / Duffield et al. 1981
Gonyleptidae (L):	*Pachyloidellus goliath* (1) / This article.

2.2.2. The liquid spreads along a row of tubercles.

Gonyleptidae (L):	*Zygopachylus albomarginis* / Cokendolpher 1987

3. — Mechanisms that direct the liquid toward the aggressor.

3.1. Emission in form of a fine jet upwards and backwards.

Triaenonychidae (L):	*Larifugella natalensis* (3) / Lawrence 1938
	Larifuga capensis (3) / Lawrence 1938
	Triaenonychoides cekalovici / Maury 1987
	Triaenonychoides breviops / Maury 1987

3.2. Emission of a secretion globule on the gland opening, that is directed to the aggressor with the forelegs.

Sironidae (C):	*Siro rubens* / Juberthie 1961a
	Parasiro coiffaiti / Juberthie 1961a
Cosmetidae (L):	*Vonones sayi* (1) / Eisner et al. 1971
	Paecilaemella eutypta (1) / Eisner et al. 1971
	Paecilaemella quadripunctata (1) / Eisner et al. 1977
	Cynorta astora (1) / Eisner et al. 1977

---

(1) The emission of a colourless, enteric fluid, and its mixing with the glandular secretions was proved here.

(2) The mechanism described in (1) is considered "probable".

(3) This delivery fashion is described as a "frequent" mechanism; sometimes the emission is limited to a fluid droplet on the ozopore (Lawrence 1938).

could run along a channel above the coxa IV (Juberthie 1961b); this seems to us not very probable, because the morphology of the structures related to the fluid displacement is basically identical to that found in *P. goliath* (Juberthie 1961b; pers. obs.) and possibly they function in the same way too. It is to be noted that an equal morphology is to be observed in other Argentinian and Chilean Gonyleptidae, all belonging to the subfamily Pachylinae (L. E. A., pers. obs.): *Pachyloidellus butleri* (Thorell), *Pachyloidellus fulvigranulatus* (Mello-Leitão), *Acanthopachylus aculeatus* (Kirby), *Discocyrtus dilatatus* Sörensen, *Neopucroliella pertyi* (Thorell), *Parabalta sicaria* Roewer, *Parabalta cristobalia* Roewer, *Daguerreia maculata* Canals, and *Pygophalangodus gemignanii* Mello-Leitão. The main differences — presumably of generic level — are to be seen in the shape of the dorsal apophyses of coxae I and II. We think, therefore, that the emission of enteric fluid, its mixing with the glandular secretion, and its displacement in grooves along the scutum laterals could be the characteristic mechanism of the group, at least of the subfamily (in two examined Gonyleptinae, *Sadocus polyacanthus* (Gervais) and *Geraeocomorbius sylvarum* Holmberg, we did not find well-defined grooves on the lateral areae). A definitive judgement depends certainly on new observations, especially on living material.

Besides its defensive function, other possible roles of the gland secretions were suggested (aggregation pheromone; alarm pheromone, to warn conspecifics in case of threat; repellent action against parasites); the evidence for these hypotheses is however not always convincing (Holmberg 1986). Clawson (1988) has observed that females of *Leiobunum vittatum* (Say) and *L. flavum* Banks seem to mark with secretion the sites where they layed eggs, maybe to prevent other females from ovipositing in the same place. *P. goliath* is a gregarious species, but we do not know whether the secretions play any role in the mutual attraction. The alleged function of alarm pheromone does not seem very likely for this species. In fact, if disturbed in their shelters (for example, when the protecting rock is removed), the characteristic odour is perceived without a visible effect of "generalized flight", as we may expect if this hypothesis were true; after some minutes, the specimens begin to walk slowly away, without any doubt disturbed by the sunlight. Many individuals of *P. goliath* carry larvae of acari, sometimes very numerous, affixed by their mouth parts onto the prosoma, the abdomen and the legs. By applying a drop of glandular fluid to one of these larvae we verified its death almost immediately. But, in any case, this action seems to us incidental, for the fluids run only along the borders of the scutum, and that place is avoided by the acari in their distribution on the opilion.

Acknowledgements

The chemical analysis of the secretions was kindly carried out by the Lic. Ricardo G. Maggi, at the Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Nacional de Córdoba. The drawings of figs 4—7 were made by Frau K. Rehbinder (Institut für Zoologie, Universität Mainz). Our special thanks to the Biól. Francisco Pereyra for his help in the first stages of this work. We are also indebted to Prof. Jochen Martens for correcting the German summary, to Mrs. Sandra Giron for helping us with the English text, and to Dr. Emilio A. Maury, Lic. en Química Orgánica Rogelio Abburrá and Prof. Thomas Eisner for their comments on the manuscript.

Resumen

Se estudian las secreciones defensivas y su mecanismo de distribución en un opilión argentino, *Pachyloidellus goliath*. Se determina la presencia de dos líquidos: uno incoloro, proveniente de la boca, y uno amarillo, secretado por las glándulas repugnatorias. El primero, de naturaleza acuosa, alcanza la abertura glandular y las áreas laterales del escudo siguiendo canales tegumentarios definidos; en él es vertido el líquido amarillo, que se dispersa por difusión en dichos canales, aumentándose así la superficie de evaporación de la sustancia defensiva. El análisis químico preliminar muestra que el líquido glandular se compone de una mezcla de fenoles y quinonas. Se resume lo publicado hasta el momento sobre los mecanismos de distribución de los fluidos defensivos en el orden, y sobre la química de los productos glandulares en la superfamilia Gonyleptoidea.

Zusammenfassung

In dieser Arbeit werden das Verteidigungssekret des argentinischen Weberknechts *Pachyloidellus goliath* und sein Verteilungsmechanismus studiert. Es wurde festgestellt, daß das Sekret aus zwei Komponenten besteht: aus einer farblosen Flüssigkeit, die vom Mund abgegeben wird, und einer gelben, die von den Stinkdrüsen produziert wird. Die erste ist wässerig. Sie wandert vom Mund zur Stinkdrüsenöffnung und weiter entlang einer Rinne nahe dem Seitenrand des Abdominalscutums (Lateralareae). Anschließend wird die gelbe Flüssigkeit in die farblose eingespritzt und löst sich entlang der Rillen in der farblosen, so daß sich die Verdunstungsfläche des Substanzgemisches vergrößert. Eine vorläufige chemische Analyse zeigt, daß das Sekret der Stinkdrüse eine Mischung von Phenolen und Chinonen ist. Die bisherigen Kenntnisse über die Verteilungsmechanismen der Abwehrsekrete bei Weberknechten und die chemische Komposition dieser Stoffe bei den Gonyleptoidea werden zusammengefaßt.

Bibliography

Acosta, L. E. (1983): Sobre la fluorescencia del tegumento en Opiliones (Arachnida). — Historia Natural 3 (23): 193—195.

Acosta, L. E. (1993): El género *Pachyloidellus* Müller, 1918 (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae). — Bonn. zool. Beitr. 44:

Blum, M. S. & A. L. Edgar (1971): 4-methyl-3-heptanone: Identification and role in opilionid exocrine secretions. — Insect Biochem. 1 (2): 181—188.

Clawson, R. C. (1988): Morphology of defense glands of the opilionids (daddy longlegs) *Leiobunum vittatum* and *L. flavum* (Arachnida: Opiliones: Palpatores: Phalangiidae). — J. Morph. 196: 363—381.

Cokendolpher, J. C. (1987): Observations on the defensive behaviors of a Neotropical Gonyleptidae (Arachnida, Opiliones). — Rev. Arachnol. 7 (2): 59—63.

Duffield, R. M., O. Olubajo, J. W. Wheeler & W. A. Shear (1981): Alkylphenols in the defensive secretion of the Nearctic opilionid, *Stygnomma spinifera* (Arachnida: Opiliones). — J. Chem. Ecol. 7 (2): 445—452.

Eisner, T., D. Alsop & J. Meinwald (1978): Secretions of opilionids, whip scorpions and pseudoscorpions. — In: Bettini, S. (ed.), Handbook of experimental pharmacology, Vol. 48 (Arthropod venoms): 87—99.

Eisner, T., T. H. Jones, K. Hicks, R. E. Silberglied & J. Meinwald (1977): Quinones and phenols in the defensive secretions of Neotropical opilionids. — J. Chem. Ecol. 3 (3): 321—329.

Eisner, T., A. F. Kluge, J. E. Carrel & J. Meinwald (1971): Defense of phalangid: liquid repellent administered by leg dabbing. — Science 173: 650—652.

Ekpa, O., J. W. Wheeler, J. C. Cokendolpher & R. M. Duffield (1984):N,N-Dimethyl-ß-phenilethylamine and bornyl esters from the harvestman *Sclerobunus robustus* (Arachnida: Opiliones). — Tetrahedron Letters 25 (13): 1315—1318.

Ekpa, O., J. W. Wheler, J. C. Cokendolpher & R. M. Duffield (1985): Ketones and alcohols in the defensive secretion of *Leiobunum townsendi* Weed and a review of the known exocrine secretions of Palpatores (Arachnida: Opiliones). — Comp. Biochem. Physiol. 81B (3): 555—557.

Fieser, L. F. & M. I. Ardao (1956): Investigation of the chemical nature of gonyleptidine. — J. Amer. Chem. Soc. 78: 774—781.

Holmberg, R. G. (1986): The scent glands of opiliones: a review of their function. — Proc. IX Int. Arach. Congr. Panamá 1: 131—133.

Juberthie, C. (1961a): Structure des glandes odorantes et modalités d'utilisation de leur sécrétion chez deux opilions Cyphophthalmes. — Bull. Soc. Zool. France 86 (1): 106—116.

Juberthie, C. (1961b): Structure et fonction des glandes odorantes chez quelques Opilions (Arachnida). — Verh. dt. zool. Ges. 1961: 533—537.

Lawrence, R. F. (1938): The odoriferous glands of some South African harvest-spiders. — Trans. R. Soc. S. Africa 25: 333—342, Pl. IX.

Maury, E. A. (1987): Triaenonychidae sudamericanos. IV. El género *Triaenonychoides* H. Soares 1968 (Opiliones, Laniatores). — Bol. Soc. Biol. Concepción 58: 95—106.

Ringuelet, R. A. (1959): Los arácnidos argentinos del orden Opiliones. — Rev. Mus. Arg. C. Nat., C. Zool. 5 (2): 127—439, lám. I—XX.

Roach, B., T. Eisner & J. Meinwald (1980): Defensive substances of opilionids. — J. Chem. Ecol. 6 (2): 511—516.

Wiemer, D. F., K. Hicks, J. Meinwald & T. Eisner (1978): Naphthoquinones in defensive secretion of an opilionid. — Experientia 34: 969—970.

Dr. Luis Eduardo Acosta, Cátedra de Diversidad Animal I, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Av. Vélez Sarsfield 299, 5000 Córdoba, Argentina.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 1—2	S. 33—40	Bonn, August 1993

The genus *Roederiodes* Coquillett, 1901 (Diptera, Empididae: Clinocerinae) in Europe, with descriptions of four new species

R. Wagner & B. Horvat

Abstract. A revision of the European species of the genus *Roederiodes* Coquillett, 1901 made evident, that *Clinocerella* Engel, 1918 described as a subgenus of *Wiedemannia* Zetterstedt, 1838 is a junior synonym (syn. n.) of *Roederiodes*. Both European taxa of *Clinocerella* fall into the range of variation within *Roederiodes*, which includes the differences among both genera mentioned by Engel. The following species are described and figured: *R. macedonicus* sp. n., *R. montenegrinus* sp. n., *R. siveci* sp. n. and *R. gereckei* sp. n. The phylogenetic relationships of these new species and their ecology are discussed, and a key to adult males of all known European species and a world list of the genus are provided.

Key words. Diptera, Empididae, *Roederiodes*, taxonomy, Europe.

Introduction

The genus *Roederiodes* was described by Coquillett (1901) for the type-species *R. junctus* Coquillett, that occurs in North America. A second species, *R. longirostris* from Madeira was described by Frey (1940). In 1961, Chillcott added another five new Nearctic species: *R. distintus*, *R. recurvatus*, *R. retroversus*, *R. vockerothi* and *R. wirthi*. In 1966, the same author added *R. petersoni* from the USA to the list. *R. japonicus* was described by Saigusa (1963) from the Island of Kyushu. Another European taxon for the genus, *R. malickyi* was described by Wagner (1981) from Greece (Crete). In 1981, Wilder described *R. wigginsi* from Costa Rica and placed *R. retroversus* (Chillcott, 1961) as a junior synonym of *R. wirthi* (Chillcott, 1961).

While studying abundant material of aquatic dance flies in the Slovene Museum of Natural History in Ljubljana and at the Limnologische Flußstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie in Schlitz, we found that in contradiction to the statement of Engel (1940) at least close relations should exist between the taxa of *Roederiodes* Coquillett, 1901, and *Clinocerella* Engel, 1918. A revision of the European taxa thus became necessary in addition to the description of new species and information about the ecology of the species. The terminology of the taxonomic features of the male genitalia is based on the publication of Ulrich (1972).

Material and methods

Specimens were preserved in approx. 80 % ethanol. For inspection of the genitalia abdomens were removed and boiled in hot 10 % KOH until they became translucent. They were then transferred into acetic acid (96 %), thereafter into a mixture of acetic acid/clove oil (1 : 1) and then were put into pure clove oil. Figures were made with a LEITZ Dialux 20 EB, at 100x magnification, using a drawing mirror. Abdomens with genitalia are stored with the remaining specimen in ethanol. The type material is deposited in the R. Wagner Collection (WAGC), Limnologische Flußstation Schlitz, Germany, and the Slovene Museum of Natural History (SMNH), Ljubljana, Slovenia.

Results

During the study of new European taxa the close affinities of *Clinocerella* and *Roederiodes* became evident. In 1940, Engel had mentioned the close affinities of both taxa, but mentioned a difference among both: *Clinocerella* should lack the possession of two kinds of setae on the costal vein. However, the study of the holotype of *C. sorex* Engel, which is the type-species of *Clinocerella*, and of abundant material of *C. oldenbergi* Engel made clear, that this difference does not exist. Based on this information we thus provide the following synonymy.

Roederiodes Coquillett

Roederiodes Coquillett, 1901. Bulletin of the New York State Museum 47: 585. (Type-species: *R. juncta* Coquillett, 1901. l. c., 585 (by monotypy).

Clinocerella Engel, 1918. Deutsche entomologische Zeitschrift 1918: 14 and 238 (as subgenus of *Atalanta* Meigen 1800). Type-species: *Atalanta* (*Clinocerella*) *sorex* Engel, 1918 (by original designation), syn. n.

Recognition

The similarity of *Roederiodes* Coquillett, 1901, and certain taxa of *Wiedemannia* Zetterstedt, 1838, is superficial. The best features to distinguish *Roederiodes* from all other Palaearctic genera are the elongate head capsule, and the thin and elongate mouthparts (proboscis), which include the labrum, lacinia, hypopharynx and labium. Maxillary palpi short, situated at the lower front margin of the head capsule, labellum not sucker-like.

Description

Small light-brown to blackish brown clinocerid empidids. Head elongate, with vertical long movable mouth parts of different size, but of constant length in a certain taxon (fig. 1). Compound eyes ovoid, far apart on frons, densely haired. Head with 1 pair of ocellar bristles (oc), 1 pair vertical bristles (vb), and 5—8 postocular bristles (poc) in a single row. Thorax with 5—8 pairs of dorsocentral bristles (dc), distributed over the entire length of the scutum, sometimes with shorter bristles in between. Acrostichials (ac) absent to numerous, extending to the end of mesonotum, 1—2 humerals (h), 1 posthumeral (ph), 1 intraalar (ia) and 1 postalar (pa) bristle, sometimes missing. Scutellum with a pair of apical (ab) and 1—2 pairs of preapical (pab) scutellar bristles. Legs brown to light brown, with tarsal segments 2—4 of at least front legs of equal length. Claws and pulvilli large, empodium pulvilliform. Wing brownish translucent without stigma, wing venation variable. Medial crossvein (m — m) between m_2 and cua_1 present, or absent (coalescent or with an X-shaped fusion). Costal vein in at least a part of its extension anteriorly with two kinds of setae (strong setae and weak setulae), and a single basicostal bristle. Hypopygium large, with gonostyli of specific shape. Aedeagus 1.5—2 times longer than the elongate hypandrium. Cerci reduced in size, represented by small sclerites.

Description of new species

Roederiodes macedonicus sp. n.

Description: Head dark brown, with a vertical, elongate, light-brown proboscis 1/3 as long as head height. Compound eyes ovoid brownish black. Ocellar triangle with 1 pair of short oc; one pair of strong vb and 5 pairs of poc in a single row. Basal antennal segments subequal, weakly bristled, first flagellomere larger, ovate; style 2-segmented, a little longer than first flagellomere. Palpus with several short marginal setulae.

Thorax brown, scutum with 5 pairs of moderately strong, subequal dc and 4 pairs of ac in two setulose rows extending to the second pair of dc. One pair of strong h, one pair of ph and one pair of ia. Scutellum with a pair of strong apical and 1—2 pairs of weak preapical bristles.

Legs light brown, long and slender. Front legs with tarsal segments 2—4 of the same length, hind legs with second tarsomere 1.5 longer than the fourth.

Wing (fig. 2) brownish translucent, without stigma. Cell bm slightly shorter and narrower than the cell cup. Veins m_2 and cua_1 connected by a distinct m-m crossvein 4 times longer than the basal peduncle of m_2. Basal costal bristle of wing present, anterior wing margin with a few strong setae and numerous weak setulae.

Abdomen light brown. Male genitalia (figs 3—4) with a hypandrium narrower than gonocoxite. Gonocoxite triangular with basal margin slightly incurved, apical margin broad and rounded. Gonostylus bilobed, well developed, with a narrow and elongate vertical part, horizontal part broader and shorter than the vertical, in dorsal view slightly recurved, in lateral view with a blunt tip. Inner side of gonostylus (fig. 4) with numerous strong spines at the dorsal tip of the vertical part, horizontal part with numerous bristles. Cerci reduced in size, represented by distinct sclerites at the base of the gonostyli with bristles and hairs. Aedeagus elongate, flagellum more than half of the length of the basal part, distally bipartite, with a filose appendage.

Measurements: Body length: male, 2.4 mm, female, 2.5—2.8 mm. Wing length: male 2.5 mm, female 2.7—3.0 mm.

Relationships: A close relative of the following species, *R. montenegrinus* sp. n. (see discussion under latter species).

Etymology: The new species was found in Macedonia.

Material examined. Holotype, 1 ♂, MACEDONIA: stream 3 km south of Aldinci, Karadzica Mts., Dracevo, 1220 m a. s. l., 26.—30. VI. 1989, leg. Horvat and Krystufek, (UTM: EM 32) (SMNH), Paratypes 2 ♀ (same data as holotype) (SMNH).

Roederiodes montenegrinus sp. n.

Description: Head dark brown, with a vertical, elongate proboscis 1/3 as long as head height. Compound eyes ovoid brownish black. Ocellar triangle with one pair of short oc, one pair of strong vb and five pairs of poc in a single row. Basal antennal segments subequal, weakly setose, first flagellomere ovate; style 2-segmented, a little longer than first flagellomere. Palpus with marginal setulae.

Thorax dark brown, scutum with five pairs of moderately strong dc of equal length. Three pairs of ac in two rows extending to the third pair of dc. One pair of small h, one pair of ph and one pair of ia. Scutellum with a pair of strong ab and 1—2 pairs of weak pab.

Legs dark brown, elongate. Front legs as in generic description, hind legs with second tarsomere as long as third and fourth tarsomere.

Wing brownish translucent, without stigma. Cell bm of approx. the same length as cell cup, veins m_2 and cua_1 connected by a distinct m-m crossvein 4 times longer than the basal peduncle of m_2. Costa basally wide, with a basicostal bristle.

Abdomen brown. Male genitalia (fig. 5—6) with hypandrium narrower than gonocoxite. Gonocoxite triangular, slightly incurved at basal margin. Gonostylus bilobed, well developed, with a thin and elongate vertical part. Horizontal part slightly longer than wide and clearly shorter than the vertical, in dorsal view recurved, in lateral view with blunt incurved distal margin. Inner side of the gonostylus (fig. 6): vertical part with several spines on its distal half, horizontal part with a few wide-spaced bristles. Cerci setose, reduced in size, represented by small sclerites at the base of the gonostyli. Aedeagus long and slender, flagellum less than half the length of basal part, without specific features.

Measurements: Body length: male, 2.7—3.4 mm, female, 2.8—3.7 mm. Wing length: male, 2.5—3.3 mm, female, 2.7—3.2 mm.

Relationships and recognition: *R. macedonicus* sp. n. and *R. montenegrinus* sp. n. are closely related taxa to be judged from the similar shape of the genitalia, both occurring in the central Balkan area. Both are distinguished from the other European taxa by the V-shaped gonostyli. The differences between both species are found in the shape of the gonostyli and the aedeagus. The horizontal part of the gonostylus is elongate rectangular in *R. montenegrinus* and approximately quadrate in *R. macedonicus*. In addition, its hind margin is slightly depressed in *R. montenegrinus*, but is simply round in *R. macedonicus*. Furthermore, the flagellum of the aedeagus is thin and elongate and longer than half length of the basal part in *R. macedonicus*, but it is markedly wide and slightly shorter than half the length of the basal part in *R. montenegrinus*.

Etymology: The new species was found in Montenegro.

Material examined. Holotype, 1 ♂, MONTENEGRO, Sinjajevina Planina, Lipovo, spring stream Ropusica 1300 m a. s. l., 43° 60' N/17° 10' W, 10. VI. 1990, leg. R. Gerecke. Paratypes, 5 ♂, 5 ♀ together with holotype, (WAGC). Montenegro: 4 ♂, 4 ♀, Bjelasica Planina, spring below Lubnice, 900 m a. s. l. (42° 40' N/17° 26' W), 9. VI. 1990, leg. R. Gerecke (SMNH).

Roederiodes siveci sp. n.

Description: Head brown, with a vertical, elongate proboscis 1/3 as long as head height. Eyes ovoid, brownish. Ocellar triangle with one pair of short oc, one pair of strong vb and five pairs of subequal poc in a single row. Basal antennal segments subequal, weakly bristled, first flagellomere larger, ovate; style long, 2-segmented, almost twice as long as first flagellomere. Palpus with a few short marginal setulae.

Thorax brown, scutum with five pairs of equal dc, four pairs of ac in two rows extending to the second pair of dc, one pair of strong h, ph, ia and pa. Scutellum with one pair of strong ab and 1—2 pairs of weak ab.

Legs light brown. Front legs as in generic description, hind legs with second tarsomere 1.5 times longer than the fourth.

Wing (fig. 7) brownish translucent, without stigma. Cell bm shorter and wider than cell cup. Veins m_2 and cua_1 connected by a distinct m-m crossvein 3—4 times longer than the basal peduncle of m_2. Basicostal bristle of wing present, anterior wing margin with two different kinds of setae.

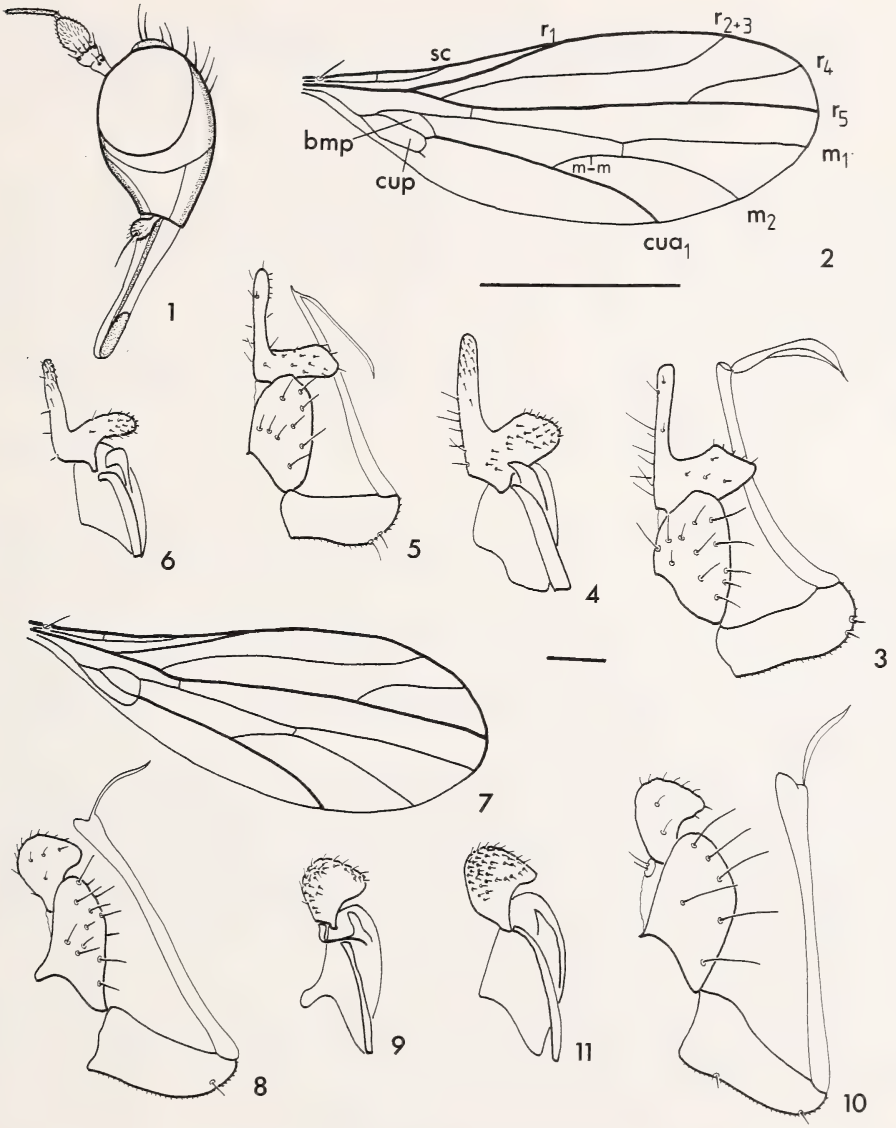
Abdomen brown. Male genitalia (fig. 8) large, hypandrium elongate, longer than gonocoxite. Gonocoxite triangular, basal margin almost straight, apical margin curved. Gonostylus simple, ovoid, small, with a short and blunt caudal extension. Inner side of the gonostylus (fig. 9) along the apical and dorsal margin with numerous spines. Cerci represented by small sclerites, setose. Aedeagus long, filament shorter than half of the length of the basal part.

Measurements: Body length: male, 2.6—3.3 mm, female, 2.7—2.9 mm. Wing length: male, 2.9—3.1 mm, female, 3.2—3.5 mm.

Relationships: The closest relative of the new species is *Roederiodes gereckei* sp. n. (see discussion under latter species).

Etymology: The new species is dedicated to Dr. I. Sivec, director of the Slovene Museum of Natural History, Ljubljana.

Material examined. Holotype, 1 ♂ GREECE: Etolia, Agia Soufia, Agrinio 28. IV. 1989. Paratypes all from GREECE, 2 ♂, 1 ♀ (same data as holotype) (SMNH). 3 ♂, 4 ♀, (same data as holotype) 24. IV. 1990 (SMNH). 2 ♂, 2 ♀, Etolia, 3 km N of Hani Lioliou, Agrinio, Panetoliko Mts., 24. IV. 1990, (SMNH). 9 ♂, 5 ♀, Etolia, Klepa, Panetoliko Mts. 25. IV. 1990


1
sc
r1
r2+3
r4
r5
m1
m2
bmp
cup
m-m
cua1
2
6
5
4
3
7
8
9
11
10

Figs 1—4: *Roederiodes macedonicus* sp. n.; 1 — head; 2 — wing, 3—4 genitalia, lateral outer (3) and inner (4) view. Figs 5—6: *Roederiodes montenegrinus* sp. n.; genitalia, lateral outer (5) and inner (6) view. Figs 7—9: *Roederiodes siveci* sp. n.; 7 — wing, 8—9 genitalia, lateral outer (8) and inner (9) view. Figs 10—11: *Roederiodes gereckei* sp. n.; genitalia, lateral outer (10) and inner (11) view. Scales represent 1 mm (wings) and 0.1 mm (genitalia).

(WAGC). 1 ♂ Etolia, Koutsopanneika, Nafpaktos, 23. IV. 1990, (SMNH). 1 ♀, Peloponnisos, Kristalovrisi, Panahaiko Mts., 17. IV. 1990 (SMNH). 1 ♀ Peloponnisos, Kounaveika, Panahaiko Mts. 17. IV. 1990, (SMNH). 1 ♂, Peloponnisos, Lakomata, Erimanthos Mts. 18. IV. 1990, (SMNH). 2 ♂ Peloponnisos, Kalivia, Aroania Mts. 20. IV. 1990 (SMNH). 4 ♂, 4 ♀ Peloponnisos, 2 km N of Peristera, 22. IV. 1990 (WAGC). All material leg. Horvat and Sivec.

Roederiodes gerecki sp. n.

Description: Entire body dark brown. Head with an elongate vertical proboscis 1/3 as long as head height. Compound eyes ovoid, almost black. Ocellar triangle with one pair of oc, one pair of short vb and five pairs of subequal poc. Basal antennal segments subequal, weakly bristled, first flagellomere larger, ovate; style long, 2-segmented, slightly longer than first flagellomere.

Thorax almost black, scutum with five pairs of equal dc, three pairs of ac in two rows extending to the third pair of dc, one pair of strong h, ph, ia, and pa. Scutellum with a pair of strong apical and 1—2 pairs of weak preapical bristles.

Legs brown, front legs as in generic description, hind legs with second tarsal segment slightly longer than the fourth.

Wing brownish translucent, without stigma. Cell bm distinctly shorter and wider than cell cup. Veins m_2 and cua_1 separated by an m—m crossvein, 4 times longer than the basal peduncle of m_2. Basicostal bristle of wing present, anterior wing margin with two different kinds of setae.

Abdomen brown. Male genitalia (fig. 10) large, hypandrium elongate, clearly longer than gonocoxite. Gonocoxite triangular, rounded at upper margin, basal margin slightly incurved, apical margin round. Gonostylus simple, ovoid, small, with a sharp caudal tip. Nearly the entire inner surface of the gonostylus is covered with setae (fig. 11). Cerci small, sclerites with bristles, reduced in size. Aedeagus elongate, twice as long as hypandrium, filament approximately half as long as the basal part.

Measurements: Wing length: male, 2.9 mm. Body length: male, 3.1 mm.

Relationships and recognition: *R. siveci* sp. n. and *R. gerecki* sp. n. are close relatives, as indicated by the coloration and the chaetotaxy of the entire body, and by the similar shape of the genitalia. Both are distinguished from the other species described above by the simple gonostylus, a feature they share with *R. oldenbergi* (Engel), however, the gonostylus is longer than wide in *R. oldenbergi*, but wider than long in the new taxa. *R. siveci* and *R. gerecki* are distinguished by the different shape of the caudal extension of the gonostylus, with a sharp apex in *R. gerecki*, and a blunt apex in *R. siveci.*

Etymology: The new species is dedicated to Dr. R. Gerecke, scientist at the Zoologische Staatssammlung München, Germany.

Material examined. Holotype: 1 ♂, ITALY: Sardinia, stream above Giagone, 400 m a. s. l. (NL 08 19), 25. V. 1986, leg. R. Gerecke (WAGC).

Ecological observations

Specimens of *Roederiodes* are small in size, and thus may be easily overlooked. They inhabit mainly fast flowing streams, hygropetric zones and karstic springs. Riverbeds of the biotopes are usually dark, due to the rich content of organic matter and the sediment consists of gravel of different sizes. We found the flies among dead leaves and twigs in organic deposits on larger stones. If this organic debris is removed, some decimeters below we noticed the small swift flies. Being disturbed, they quickly jump on the water surface. After a while they fly up, stay in the air at a certain place for several seconds (like a helicopter) and then they return to the stones where they sit near the water surface. As predators they are feeding mainly on the adults and larvae of black-flies (Diptera: Simuliidae, own observation and Peterson & Davies 1960). The type-localities of the species lie between 200—1300 m a. s. l., and the flight periods of the European species extend from April to August.

Key to male adults of the European species of *Roederiodes*

1 Scutum with 2 smaller bristles between the dc; more than 10 pairs ac extending length of scutum; wing with an elongate faint stigma .... *R. sorex*

— Scutum without smaller bristles between the dc; less than 5 pairs of ac; wing without stigma 2

2 5—6 dc; hypandrium as long as wide; aedeagus and flagellum short and stout; gonostylus circular, with a deep mediodorsal incision, medial veins coalescent (i. e. m-m crossvein meets furca m_1/m_2) .... *R. malickyi*

— 5 dc; hypandrium approx. twice as long as wide; aedeagus long and slender with a thin and elongate flagellum; medial crossvein present (i. e. furca m_1/m_2 proximal of the m-m crossvein) 3

3 Gonostylus simple, ovoid 4

— Gonostylus bilobed, V-or L-shaped 6

4 Proboscis 2/5 as long as the head height; hind legs with second tarsal segment twice as long as the fourth; gonostylus longer than wide .... *R. oldenbergi*

— Proboscis 1/3 as long as the head height, hiund legs with second tarsal segment slightly longer than the fourth, gonostylus wider than long 5

5 Caudal margin of gonostylus with pointed projection; aedeagal filament appr. half length of the basal part .... *R. gereckei* sp. n.

— Caudal margin of gonostylus with blunt-tipped projection; aedeagal filament shorter than half length of the basal part .... *R. siveci* sp. n.

6 Horizontal part of the gonostylus elongate rectangular; aedeagal filament longer than half length of the basal part and with filose appendage .... *R. macedonicus* sp. n.

— Horizontal part of the gonostylus approx. quadrate; aedeagal filament shorter than half length of the basal part and without any appendage .... *R. montenegrinus* sp. n.

Remark: The type specimen of *R. longirostris* Frey, 1940, ist badly damaged and thus the species is not included into the present key.

Checklist of the world species of *Roederiodes*

Palaearctic Region
R. gereckei sp. n.
R. japonicus Saigusa, 1963
R. longirostris Frey, 1940
R. macedonicus sp. n.
R. malickyi Wagner, 1981
R. montenegrinus sp. n.
R. oldenbergi (Engel, 1918)
R. siveci sp. n.
R. sorex (Engel, 1918)

Nearctic Region
R. distinctus Chillcott, 1961, only female
R. juncus Coquillett, 1901 (type-species)
R. petersoni Chillcott, 1966
R. recurvatus Chillcott, 1961
R. retroversa Chillcott, 1961
R. vockerothi Chillcott, 1961
R. wirthi Chillcott, 1961
Neotropical Region
R. wiggins Wilder, 1981

Zusammenfassung

Eine kritische Durchsicht der europäischen Arten der Gattung *Roederiodes* Coquillett, 1901, ergab, daß *Clinocerella* Engel, 1918, die als Untergattung von *Wiedemannia* Zetterstedt, 1838, beschrieben wurde, ein Synonym von *Roederiodes* ist (syn. n.). Der von Engel genannte Unterschied zwischen beiden, *Clinocerella* sollte nur gleichmäßig große Borsten auf der Costalader besitzen, besteht nicht. Vier neue europäische Arten, *R. macedonicus* sp. n., *R. montenegrinus* sp. n., *R. siveci* sp. n. und *R. gereckei* sp. n. werden beschrieben, ihre Verwandtschaft untereinander wird diskutiert, und einige Beobachtungen zur Ökologie werden mitgeteilt. Ein Bestimmungschlüssel für die Männchen der europäischen Arten und eine Checkliste für die bisher aus dieser Gattung beschriebenen Taxa wird vorgelegt.

Acknowledgements

The authors acknowledge the gift of specimens, collected by Dr. R. Gerecke (Zoologische Staatsammlung München, Germany) in various parts of South-Eastern Europe. We also thank Mr. W. Schacht (Zoologische Staatsammlung München) for the loan of the type specimen of *Clinocerella sorex*. We sincerely thank Dr. B. Sinclair (Carlton University, Ottawa, Canada) for the critical revision of an earlier version of the manuscript and for linguistic advice.

References

Chillcott, J. G. (1961): A revision of the genus *Roederioides* Coquillett (Diptera: Empididae). — Can. Ent. 93: 419—428.

Chillcott, J. G. (1966): A new species of *Roederiodes* Coquillett (Diptera: Empididae) from Utah, with additional notes on the genus. — Can. Ent. 98: 315—316.

Coquillett, D. W. (1901): Original descriptions of new Diptera. In: Needham & Betten (Eds): Aquatic Insects in the Adirondacks. — N. Y. State Mus. Bull. 47: 585—586.

Frey, R. (1940): Die Arthropodenfauna von Madeira nach den Ergebnissen der Reise von Prof. Dr. O. Lundblad Juli—August 1935. XIX. Diptera Brachycera. — Ark. Zool. 31 A (20): 1—18.

Engel, O. (1940): Empididae. — In E. Lindner (Ed.), Flieg. pal. Reg. Bd. IV, 4, Lieferung 132: 153—192, Taf. VII—XIII.

Peterson, B. V. & D. M. Davies (1960): Observations on some insect predators of black flies (Diptera: Simuliidae) in Algonquin Park, Ontario. — Can. J. Zool. 38: 9—18.

Saigusa, T. (1963): A new species of the genus *Roederioides*, Coquillett from Japan (Diptera, Empidiae). — Sieboldia 3 (1): 187—191.

Ulrich, H. (1972): Zur Anatomie des Empididen-Hypopygiums (Diptera). — Veröff. Zool. Staatsamml. München 16: 1—28.

Vaillant, F. (1960): Quelques Empididae Atalantinae des monts des Appalaches (Diptera). — Bull. Soc. ent. France 65: 117—123.

Wagner, R. (1981): Über einige Hemerodromiinae vom Balkan und aus der Ägäis (Diptera, Empididae). — Spixiana 4 (3): 297—304.

Wilder, D. D. (1981): A review of the genus *Roederiodes* Coquillett with the description of a new species (Diptera: Empididae). — Pan-Pacific Ent. 57 (3): 415—421.

R. Wagner, Limnologische Flußstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie, Postfach 260, D-36110 Schlitz, Germany.

B. Horvat, Slovene Museum of Natural History, Presernova 20, P. O. B. 290, SLO-61001 Ljubljana, Slovenia.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 1—2	S. 41—46	Bonn, August 1993

Key to the genera of Oriental cassidine beetle larvae feeding on *Ipomoea* with description of a new species of *Sindia* (Coleoptera, Chrysomelidae)

L. N. Medvedev & Y. M. Zaitsev

Abstract. A key to the genera of the Oriental Aspidomorphini larvae (Chrysomelidae) feeding on plants of the genus *Ipomoea* (Convolvulaceae) is given. *Sindia schawalleri* n. sp. from the island of Leyte, Philippines, is described including larva and pupa. A key to the imagines of the genus *Sindia* is added.

Key words. Coleoptera, Chrysomelidae, *Sindia*, new species, larval morphology, Philippines.

Introduction

During a visit to the island of Leyte, Philippines, Dr. W. Schawaller (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, SMNS) and collaborators collected a copious and interesting material of chrysomelid beetles. This material, comprising over 100 species of which several are new to science, will be published elsewhere after completion of all determinations. The present paper serves to describe an abundant species of the Cassidinae taken together with larvae and pupae mainly in agrocenoses, thus obviously being a batata pest. A more detailed study of this species has revealed that it represents a new species of *Sindia*. The authorship of the new species is by the senior author, while the descriptions of larvae and pupae have been prepared by the junior author.

Taxonomy

Sindia schawalleri Medvedev n. sp.

Holotype: Philippines, Leyte, Visayas State College of Agriculture N Baybay, cultivated land, 1. III. 1991, leg. W. Schawaller, J. Trautner & K. Geigenmüller, deposited in SMNS.

Paratypes: 3 specimens in Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK), 4 specimens in SMNS, 2 specimens in the collection of the senior author.

Description: Body fulvous, 4 or 5 apical segments of antennae, 2 round spots on prothorax and numerous spots on elytra (fig. 1), including 3 spots on explanate margin (humeral, posterolateral and sutural) are black. Body ovate, about 1.3x longer than broad. Head impunctate, clypeus broad, transverse; frons longitudinally grooved. Antennae short, 5 apical segments thickened, segments 8—11 as long as broad, last segment slightly elongate, acuminate (fig. 2). Prothorax 1.8x broader than long, with broadly rounded sides and impunctate surface. Elytra at base slightly broader than prothorax, with explanate margin at the broadest point about half width of disc; surface with sparse large dark punctures, arranged in more or less distinct rows, especially near suture, explanate margin with honey-comb structure. Claws with distinct comb structure on inner side and very slightly serrate on outer side (figs 3—4). Body length 7.2—7.6 mm.

Relations: The discovery of a *Sindia* species on the Philippine Islands is somewhat surprising, because the three hitherto known congeners seem to be restricted to a relatively coherent area delimited by the Himalayas, southern China, and Vietnam.

The genus is easily distinguishable by the lack of a comblike structure on the external side of the claw. The new species seems to represent an aberrant form, for its claws still retain clear traces of an external serration, thus having a somewhat intermediate position between the genera *Sindia* and *Aspidomorpha*. *Sindia schawalleri* n. sp. appears to be closely related to *Sindia sedecimmaculata* Boheman, another aberrant species (Maulik 1919). However, the new species has a general appearence very similar to *Aspidomorpha orientalis* Boheman, also known as a rather isolated species inside the genus.

The morphology of the larva shows quite definitely that the new species cannot be included in the genus *Aspidomorpha*. *Sindia schawalleri* n. sp. is feeding on plants of the genus *Ipomoea* (Schawaller in litt. 1992) as most of the Aspidomorphini species and is probably injurious to cultivated batatas.

Key to the species of *Sindia*

1 (4) Elytron coarsely sculptured, with 2 longitudinal and numerous transverse ribs. Body oblong.

2 (3) Prothorax fulvous with 9 irregular black spots, arranged more or less in two transverse rows. Elytron fulvous with 3 spots on disc and 3 on explanate margin black, Length 11.5—14 mm. South India .... *clathrata* Fabricius, 1798

3 (2) Upper side black with front margin of prothorax more or less fulvous. Longitudinal ribs of elytron more feeble, as in the preceding species. Length 8 mm. North India, Burma .... *foveolata* Boheman, 1856

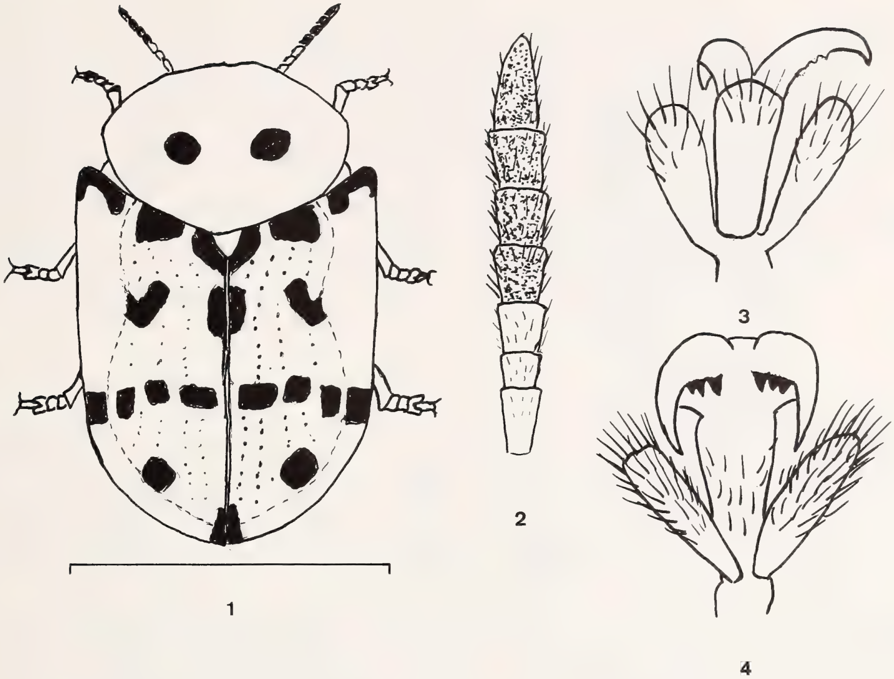
4 (1) Elytron smooth, without ribs. Body ovate. Prothorax fulvous with 2 black spots.

5 (6) Antennal segments 8—10 elongate. Elytra strongly and densely punctured, each with 8 round black spots, including 3 spots on explanate margin and one behind scutellum. The first spot on explanate margin placed far behind fore margin. Length 6.6—7 mm. North India, South China, Vietnam .... *sedecimmaculata* Boheman, 1856

6 (5) Antennal segments 8—10 as long as wide. Elytra sparsely punctured. Elytra with the same pattern of black spots, but they are irregular and the first spot on the explanate margin touches fore margin. Length 7.2—7.6 mm. Philippines ...... *schawalleri* n. sp.

Larval morphology

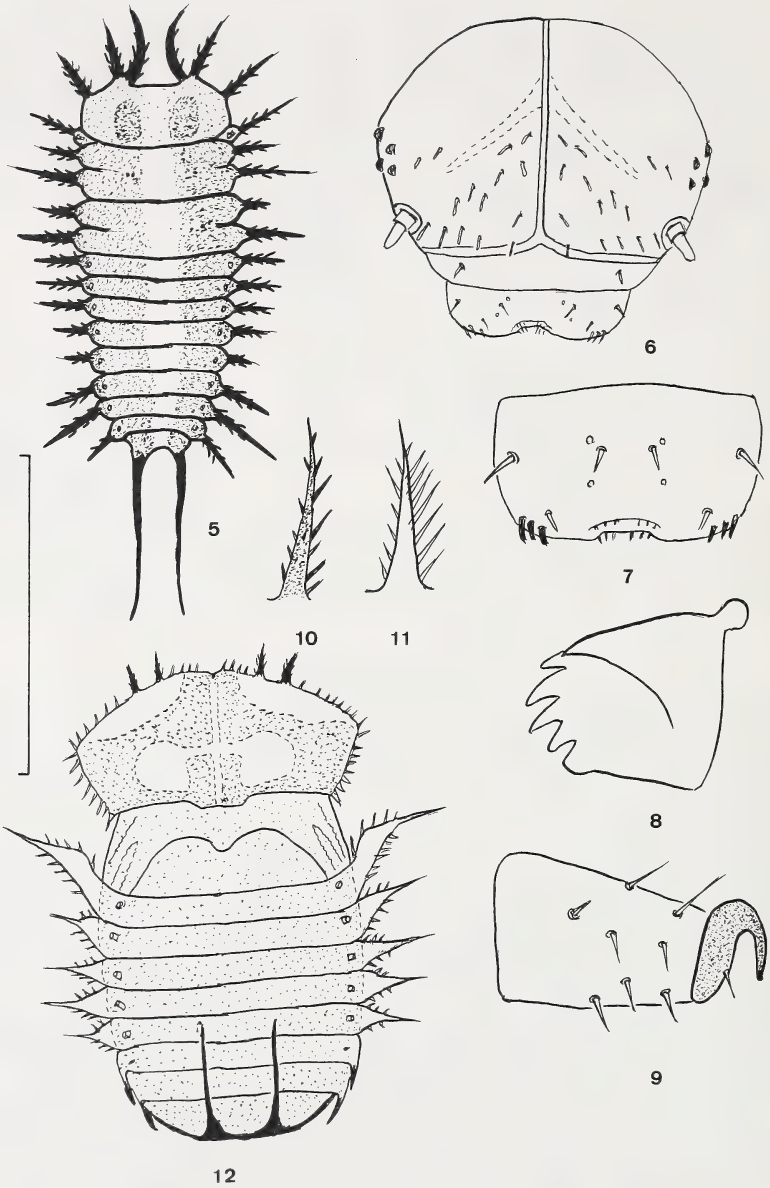
Description of last instar larva: Body ovate (fig. 5), moderately even. Head and lateral processes dark pitchy black, caudal processes dark brown, upperside with dense microsculpture on sides, with longitudinal central pale stripe, underside light with darkened apical segments. Upperside with confused rows of very short light-brown setae, surrounded by light rings. Head transversely ovate (fig. 6), epicranial suture of moderate length, frontal sutures thick, forming an acute angle, endocarina narrow. Vertex without setae, with sclerotised grains with acute apices, more or less spine-like. Frons smooth, shining, sparsely sclerotised, bearing 20—22 slightly



Figs 1—4: *Sindia schawalleri* n. sp.; 1. dorsal view; 2. apical segments of antenna; 3. claws from outer side; 4. claws from inner side. Scale for adults is 5 mm.

clavate bristles. Clypeus transverse, with a bristle on each side. Labrum (fig. 7) with very slightly arcuate fore margin and quadrangular middle excavation, having 6 short setae on its base; each side of fore margin with 3 setae; surface with 6 setae (2, 4) and 4 pores. Maxillar palpi 2-segmented, labial palpi 1-segmented. Antennae 2-segmented, with a small cone-like papilla on the apex of the second segment. Mandibles (fig. 8) broad, with 5 teeth on apex and acute inner margin. Prothorax more or less rugose, light with 2 longitudinal dark-brown spots, without setae, lateral processes conical with acute apex, secondary processes with conical, slightly serrate thecae on apex. Anterior processes with common base. Meso- and metathorax broad with transverse furrows, anterior processes shorter and narrower than posterior ones. Abdominal segments narrow, each with transverse furrow, lateral processes 1—5 shortened posteriorly, the 7th process longer than 6th and 8th process. Caudal processes not connected at base, without spinules, lateral processes with short stout spinules (fig. 10). Stigmae conical, larger on thorax. Caudal processes with exuvium and crumbly faeces structure of irregularly triangular form. Tibiotarsus short, claws with indistinct tooth (fig. 9). Length of body up to 9 mm.

Description of first instar larva: Caudal processes without secondary branching.



Figs 5—12: *Sindia schawalleri n. sp. (*5—10, 12) and *Laccoptera* (11); larva (5—10) and pupa (11—12). 5. dorsal view; 6. head; 7. labrum; 8. mandible; 9. tibiotarsus; 10, 11. lateral process of abdominal segment 1; 12. dorsal view. Scale for complete larva (5) and pupa (12) is 5 mm.

Description of pupa: Body ovate, brown with light spots (fig. 12). Prothorax with arcuate fore margin and feeble triangular protuberances near hind angles; surface shining, with sparse and small sclerotised punctures, margins with short spines and 4 processes, 2 on each side, having short spinules. First abdominal process long and curved, with 6—7 spinules on fore margin and 7—8 on hind margin. Second to 5th abdominal processes shorter, conical, with spinules. Processes of segments 6—7 spine-like, short, directed backwards. Segment 8 rounded on apex, with 2 thin and long caudal processes, lacking spinules, but usually with exuviae and faeces. There are 6 pairs of stigmata, but the last pair is reduced to an almost indistinct light spot, the first pair conical, the others tube-like. Length of body up to 8 mm.

Key for the genera of Oriental Aspidomorphini larvae

Keys for Oriental larvae of Cassidinae were proposed in the last years (Gressitt & Kimoto 1963, Zaitsev & Medvedev 1983). The genus *Sindia* is included in the key of Gressitt & Kimoto according to the description of *clathrata* Fabricius by Maulik (1948). Below we propose a key to larvae for all genera of Oriental Aspidomorphini, feeding on *Ipomoea* (*Aspidomorpha*, *Sindia*, *Laccoptera*) and on *Argyreya* (*Sindiola*).

1 (2) Caudal processes of 1st instar larvae with long secondary processes. Processes 1—2 on each side of prothorax not joined at base, bearing slender spinules. Caudal processes never twice as long as last pair of lateral processes .... *Aspidomorpha* Hope, 1840

2 (1) Caudal processes of 1st instar larvae without secondary processes. Processes 1—2 on each side of prothorax more or less joined at base, bearing stout spinules. Caudal processes fully twice as long as last pair of lateral processes.

3 (4) Labrum with 3 marginal setae on each side (fig. 7). Microsculpture of upperside dense, dark brown. Lateral processes of body dark. Faeces structure (parasol) forming a crumbly irregular triangle, which is somewhat longer than wide .... *Sindia* Weise, 1897

4 (3) Labrum with 5—6 marginal setae on each side. Microsculpture of upperside sparse and rather pale. Lateral processes pale, with longer spinules (fig. 11). Parasol forming a compact triangle, which is wider than long.

5 (6) Labrum with 5 pairs of marginal setae. Pusher long, cylindrical, longer than half of 8th abdominal processes .... *Laccoptera* Boheman, 1855

6 (5) Labrum with 6 pairs of marginal setae. Pusher short, conical, shorter than half of 8th abdominal processes .... *Sindiola* Spaeth, 1903

Acknowledgements

We thank Dr. Wolfgang Schawaller (SMNS) for making possible the study of his Philippine Chrysomelidae and for help with the publication of this paper.

Zusammenfassung

Ein Bestimmungsschlüssel für die Gattungen der orientalischen Aspidomorphini-Larven (Chrysomelidae, Coleoptera), die an Windengewächsen der Gattung *Ipomoea* fressen, wird erstellt. *Sindia schawalleri* n. sp. von der Philippinen-Insel Leyte wird nach Imago, Larve und Puppe beschrieben, und ein Bestimmungsschlüssel für die Imagines der bekannten Arten der Gattung *Sindia* Weise wird beigefügt.

References

Gressitt, J. L. & S. Kimoto (1963): Chrysomelidae of China and Korea, part 2. — Pacific Ins. Monograph, Honolulu, 1 B: 301—1026.

Maulik, S. (1919): Fauna of British India, Hispinae & Cassidinae. — Taylor & Francis, London, 439 p.

Maulik, S. (1948): Early stages and habits of *Sindia clathrata* F. — Ann. Mag. nat. Hist. 12: 368—371.

Zaitsev, Y. M. & L. N. Medvedev (1983) Lichinki listoedov-shitonosok triby Aspidomorphini (Chrysomelidae, Cassidinae) iz V"etnama. [The larvae of tortoise beetles of the tribe Aspidomorphini from Vietnam]. — In: Fauna i ekologiya zhivotnykh V"etnama, 130—145. Izdatel"stvo "Nauka", Moskva.

Dr. L. N. Medvedev, Dr. Y. M. Zaitsev, Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals, Academy of Sciences, Leninsky Prospect 33, 117071 Moscow, Russia.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 1—2	S. 47—55	Bonn, August 1993

Der Artenkreis *Corynoptera concinna* (Winnertz, 1867) (Diptera, Sciaridae)

Werner Mohrig

Abstract. A study of the type specimen of *Sciara concinna* Winnertz, 1867 in the Lengersdorf collection of the A. Koenig Museum Bonn, revealed that the interpretation of this species given by Tuomikoski (1960) is wrong. *Corynoptera concinna* (Winn.) sensu Tuomikoski is a new species, described here as *C. winnertzi* sp. n. The species *C. semiconcinna* Mohrig & Krivosheina, 1985 and *C. concinna* (Winn.) are identical. *C. globiformis* Frey, *C. postglobiformis* sp. n. and *C. cavipes* sp. n. are closely related to *C. concinna* (Winn.). *C. subconcinna* Mohrig & Martens from Nepal belongs to the *C. forcipata*-group according to the common usage, but certainly it does not belong to the relationship of *C. concinna*. *C. paraglobula* Rudzinski is identical with *C. globula* Freeman, both species are synonyms of *C. globiformis* (Frey, 1945), which is newly combined.

Key words. Diptera, Sciaridae, *Corynoptera*, taxonomy, new species.

Einleitung

Sciara concinna wurde 1867 von Winnertz beschrieben. Lengersdorf führte die Art unter *Lycoria* (*Neosciara*) und bildete den Gonostylus des Männchens ab (1928—30, p. 47, Taf. III, Fig. 59, 1941, Taf. II, Fig. 15).

Tuomikoski (1960) stellte die Art richtig in die Gattung *Corynoptera* und gab mit Abb. 11 c, p. 51 eine detaillierte Styluszeichnung. Auf S. 65 bringt er zum Ausdruck, daß die ihm vorliegenden Exemplare sich in der Färbung nicht mit der Originalbeschreibung decken, sondern daß bei seinen Stücken die Fühlergrundglieder, teilweise das 1. Fühlergeißelglied und Teile des Thorax deutlich gelb gefärbt sind. Dank der aufmerksamen Durchsicht der Sammlung Lengersdorf im Museum Alexander Koenig, Bonn durch Herrn Frank Menzel, Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde, konnte mit Sicherheit der Typus aus der Winnertzschen Originalsammlung aufgefunden werden. Der Vergleich des Typusexemplares mit den mir vorliegenden und entsprechend der Auffassung Tuomikoskis determinierten Exemplaren aus sehr unterschiedlichen geographischen Räumen ergab zweifelsfrei, daß die von uns als *C. semiconcinna* Mohrig & Krivosheina (Mohrig et al. 1985) beschriebene Art mit dem Typusexemplar von Winnertz identisch ist. Sie ist aber nicht identisch mit den Exemplaren von Tuomikoski und weiteren mir vorliegenden Stücken bzw. einer durch Freeman (1983) als *C. globula* beschriebenen Art.

Gegenwärtig haben wir es mit 5 sehr eng verwandten Arten zu tun, die der *C. forcipata*-Gruppe zugeordnet sind (Tuomikoski 1960). Sie zeichnen sich aus durch einen dichten, meist deutlich bogenförmig berandeten Borstenfleck der Tibia p_1, einen vertieften, bei einigen Arten grubenförmig ausgebildeten Sensillenfleck der Palpengrundglieder und eine helle Grundbehaarung des Mesonotums (Ausnahme *C. cavipes*). Die Valven des Hypopygiums sind für *Corynoptera*-Arten verhältnismäßig kurz und kräftig. Die Styli sind innen gerundet und erscheinen dadurch verdickt, bei manchen Arten mit einem eckigen Vorsprung auf der Dorsalseite. Sie haben keinen Spitzenzahn, sondern einen mehr subapikal stehenden Dorn auf mehr oder weniger stark ausgeprägtem Sockel und seitlich darunter ein oder zwei kürzere Dorne. Die Genitalplatte ist verhältnismäßig klein und halbrund, bei einigen Arten in der Mitte des Hinterrandes mit einem fingerförmigen Fortsatz.

Tuomikoski (1960, S. 64) vereinigt in der *C. forcipata*-Gruppe außer *C. concinna* (Winn.) und *C. forcipata* (Winn.) auch die Arten *C. parvula* (Winn.), *C. subparvula* Tuomikoski und *C. obscuripila* Tuomikoski. Die drei letzten Arten bilden mit vielen inzwischen neu beschriebenen Arten eine eigenständige Artengruppe (*C. parvula*-Gruppe), die mit den vorgenannten Arten in keinerlei Beziehung stehen. Die Arten um *C. concinna* (Winn.) zeigen im Grundtyp des Hypopygiums Ähnlichkeiten mit *C. forcipata* (Winn.), so daß sie vorerst zugeordnet bleiben, obwohl *C. forcipata* ziemlich isoliert steht.

C. subconcinna Mohrig & Martens, 1987 aus Nepal gehört zwar zur *C. forcipata*-Gruppe in bisheriger Auffassung, die engere Bindung an die *concinna*-Verwandtschaft ist jedoch nicht eindeutig, so daß sie hier nicht mit einbezogen wurde.

Die ursprüngliche Zuordnung von *C. globula* Freeman, 1983 (= *paraglobula* Rudzinski, 1988) zur *Plastosciara uliginosa*-Gruppe (Menzel et al. 1990) ist unrichtig und beruht auf konvergenten Merkmalen.

Die verwendeten Abkürzungen und Bezeichnungen für Flügeladerung, Thoraxsklerite und Hypopygialstrukturen erfolgten in Anlehnung an Tuomikoski (1960). Das Typenmaterial der neu beschriebenen Arten befindet sich in der Sammlung Mohrig, O-2200 Greifswald, Brinkstraße 25.

Bestimmungstabelle

1 (3) Styli dorsal deutlich verbreitert (geflügelt) und lobusartig (eckig oder gerundet) vor der Spitze vorgezogen (Abb. 1 und 2).

2 (5) Styli oval bis rundlich verdickt, aber ohne lobusartig vorspringenden Dorsalflügel (Abb. 3—5).

3 (4) Dorsalflügel der Styli eckig, darüber subapikal ein kräftiger Dorn vor der Spitzenbehaarung (darunter oder daneben keine weiteren Dörnchen). Fühlergrundglieder leicht honigfarben. (Abb. 1) .... *C. concinna* (Winn.)

4 (3) Dorsalflügel der Styli nicht eckig, sondern breit gerundet; unterhalb des subapikalen Spitzendorns steht in der dorsalseitigen Aushöhlung vor der flügelartigen Verbreiterung ein kleines, aber recht kräftiges Dörnchen. Fühlergeißelglieder bei mittel- und nordeuropäischen Exemplaren gelb, sonst ebenfalls honigfarben (Abb. 2) ... *C. winnertzi* sp. n.

5 (6) Styli bauchig, aber nicht auffallend verdickt, vor der Spitze ventralseitig breit ausgehöhlt, apikal mit einem Dorn, darunter etwas dorsalseitig versetzt mit zwei schwächeren, aber nur wenig kürzeren Dörnchen. Genitalplatte ohne fingerförmigen Fortsatz. (Abb. 3)... *C. cavipes* sp. n.

6 (7) Styli deutlich verdickt, unter dem Spitzendorn mit zwei sehr kurzen und feinen Dörnchen.

7 (8) Styli ventralseitig unterhalb der Spitze schmalbogig ausgehöhlt, dorsal auf gleicher Höhe mit einem kräftigen subapikalen Dorn auf deutlichem Sockel, seitlich darunter mit zwei kleinen Dörnchen; ventrale Valveninnenseiten mäßig lang und nicht auffallend dicht behaart; Genitalplatte eckig, mit fingerförmigem Fortsatz und langem Aedoeagus. (Abb. 4 u. 5).. *C. postglobiformis* sp. n.

8 (7) Styli apikal ventralseitig nicht deutlich ausgehöhlt, Spitzendorn nahezu ohne Sockel; ventrale Valveninnenseiten auffallend dicht behaart; Genitalplatte gerundet, Aedoeagus kurz. (Abb. 6).. *C. globiformis* (Frey)

Artbeschreibungen

Corynoptera concinna (Winnertz, 1867), Abb. 1

Sciara concinna Winnertz, 1867, p. 150.
Corynoptera semiconcinna Mohrig & Krivosheina, 1985 — Mohrig et al. 1985, p. 304. Abb. 6a—c, **syn. n.**

Nachbeschreibung:
♂. **Kopf:** Augenbrücke 3reihig, Fühlergrundglieder etwas aufgehellt, honigfarben; 4. Fühlergeißelglied 2,8mal so lang wie breit, dicht und kürzer als die Gliedbreite behaart. Palpen 3gliedrig; Grundglied mit scharf begrenzter Sensillengrube und einer Außenborste, 3. Glied schmal, fast doppelt so lang wie 2. Glied.

Thorax: braun, Coxen und Beine heller. Mesonotum mit heller Grundbehaarung; laterale, praeskutellare und 2 skutellare Borsten sehr stark und dunkel; Postpronotum nackt. Prothorakales Episternit mit 2 längeren Borsten. Flügel leicht gebräunt; $r_1 = 2/3$ r; c etwas länger als 1/2 w; y größer x, beide nackt. Halteren hell. Coxen und Beine gelb. Tibia p_1 mit deutlich bogig berandetem, unregelmäßigem Borstenfleck. Klauen ungezähnt.

Abdomen: bräunlich behaart. Hypopygium mit für die Gattung *Corynoptera* auffallend kurzen und kräftigen Valven, ventral innen kurz und etwas auf der Membran behaart; Styli auf der Dorsalseite scharfeckig geflügelt, subapikal mit einem nach innen unten gerichteten Dorn, daneben ohne kleinere Nebendorne, sondern wie an der Spitze nur etwas borstig behaart. Genitalplatte seitlich leicht ausgerandet, apikal gerundet, mit feinen Zähnchen und mäßig langem Aedoeagus.

Größe: 3 mm.

♀. unbekannt.

Material: Der Lectotypus (Hypopygium) von Winnertz befindet sich in der Sammlung Lengersdorf des Museums Alexander Koenig, Bonn; 2 ♂, Typus und Paratypus von *C. semiconcinna* Moh. u. Kriv., 13. 7. u. 12. 12. 81, Lettland, leg. Spungis, in der Sammlung Mohrig, Greifswald.

Die Angaben zur Verbreitung von *C. concinna* (Winn.) in Deutschland in Menzel et al. (1990) sind Fehlbestimmungen und beziehen sich auf *C. globiformis* Frey (Nemerow, 1 ♂, leg. Lembke; Greifswald, 2 ♂, leg. Treetz) und *C. postglobula* sp. n. (Zachow, 1 ♂, leg. Lembke;

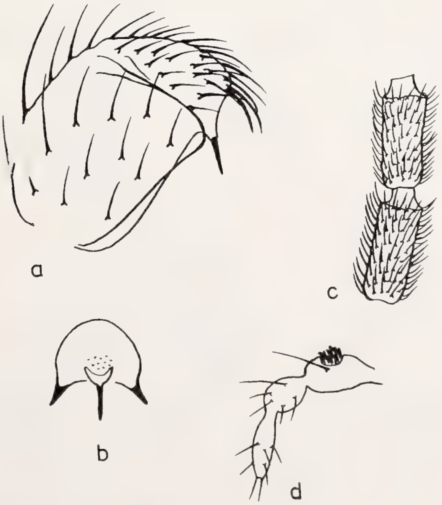


Abb. 1: *Corynoptera concinna* (Winn.), ♂. a) Stylus dorsal; b) Genitalplatte; c) 3. u. 4. Fühlergeißelglied; d) Palpus.

Greifswald, 1 ♂, leg. Treetz). Die weiteren Angaben zur Verbreitung in Europa beziehen sich wahrscheinlich auf *C. concinna* (Winn.) sensu Tuomikoski 1960 und bedürfen einer Überprüfung.

Corynoptera winnertzi sp. n., Abb. 2

Corynoptera concinna (Winn.) sensu Tuomikoski 1960, p. 64 u. 65, Abb. 11c.

Beschreibung:

♂. **Kopf:** Augenbrücke breit, 3—4reihig. 4. Fühlergeißelglied 2,4mal so lang wie breit, abstehend und kürzer als Gliedbreite behaart; Grundglieder und die Hälfte des 1. Fühlergeißelgliedes deutlich gelb, bei asiatischen und südeuropäischen Exemplaren honigfarben oder einfarbig braun. Palpen 3gliedrig; Grundglied meist mit kleiner, scharf begrenzter Sensillengrube und einer Borste (bei südeuropäischen Exemplaren mit mehr flachem Sensillenfeld); 2. Glied kürzer als 3., mit mehreren Börstchen und einer geißelhaarähnlichen langen Borste.

Thorax: seitlich honigfarben, Mesonotum dunkler (bei asiatischen Exemplaren mehr einheitlich braun), Coxen und Beine deutlich heller. Mesonotum hellbraun behaart; laterale, praeskutellare und skutellare Borsten stärker und dunkler.

Flügel hell; $r_1 = 2/3\,r$; $c = 2/3\,w$; $y = x$, beide nackt. Halteren hellbräunlich. Tibia p_1 mit meist deutlich bogig berandetem Borstenfleck. Klauen ungezähnt.

Abdomen: bräunlich behaart. Valven verhältnismäßig kurz und kräftig, die ventrale Innenseite kurz behaart; Styli auf der Dorsalseite stark, aber mit abgerundeter Ecke geflügelt, subapikal mit einem nach innen gerichteten Dorn, daneben mit einem viel kürzeren, aber deutlichen Nebendorn; die Stylusspitze ist borstig, aber nicht länger als der Spitzendorn behaart; die Genitalplatte ist seitlich leicht ausgerandet, apikal etwas zugespitzt, mit feinen Zähnchen und in der Tiefe mit 3 Skleritkanten versteift, die meist ein gut sichtbares und typisches Muster ergeben (bei südlichen Exemplaren weniger deutlich ausgeprägt). Der Aedoeagus ist sehr kurz und fein.

Größe: 3 mm.

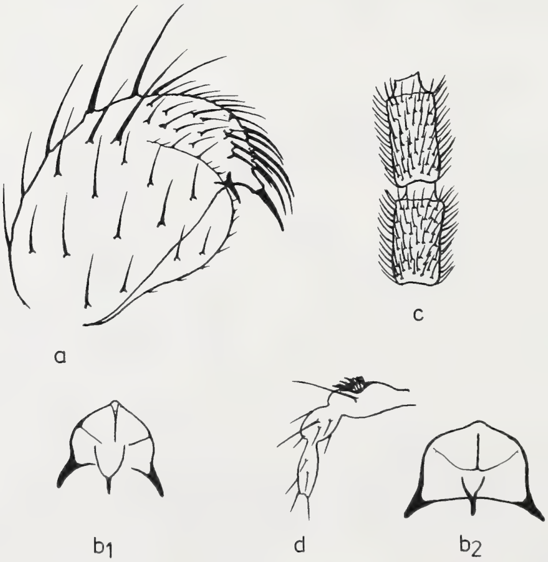


Abb. 2: *Corynoptera winnertzi* sp. n., ♂. a) Stylus dorsal; b_1/b_2) Genitalplatte; c) 3. u. 4. Fühlergeißelglied; d) Palpus.

♀. Augenbrücke 3reihig, seitlich verschmälert. 4. Fühlergeißelglied etwa doppelt so lang wie breit; Grundglieder gleichfarbig oder leicht honigfarben aufgehellt. Palpen 3gliedrig; Grundglied so lang wie Endglied, mit flachem bis grubig vertieftem Sensillenfleck; 2. Glied kurz elliptisch, mit mehreren Borsten, eine davon etwas geißelhaarähnlich verlängert. Mesonotum mit heller Grundbehaarung und recht langen dorsozentralen und lateralen Borsten. Flügel leicht getrübt; $r_1 = 2/3\ r$; $c = 2/3\ w$; $y = x$, beide nackt; m-Gabel schmal, m-Stiel nicht sichtbar. Coxen und Femora hell, Tibien und Tarsenglieder angedunkelt; Tibienfleck p_1 deutlich bogig berandet.

Locus typicus: Deutschland, Mainz, Lennebergwald.

Holotypus: 1 ♂, Mai 1988, leg. Grundmann.

Paratypen: 5 ♂, gleicher Fang; 2 ♂, 10. 6. 1978 u. 18. 6. 1978, Lettland, leg. Spungis; 3 ♂, 19. 4. u. 21. 4. 1989, Turkmenien, leg. Saizev; 9 ♂, 4 ♀. 28. 10.—20. 11. 1992, Italien, Apulien bei Lecce, Gelbschalenfänge, leg. Kauschke. 2 ♂, 15. 12. 1992, Italien, Apulien, St. Maria al Bango, Pinienforst, Käscherfang, leg. Mohrig.

Artvergleich: Die neue Art unterscheidet sich von *C. concinna* Winn. durch den abgerundeten Dorsalflügel der Styli und ein deutliches Nebenzähnchen unterhalb des subapikalen Dorns sowie die apikal leicht zugespitzte Genitalplatte mit manchmal auffälligen Versteifungslinien. Die mittel- und nordeuropäischen Exemplare haben außerdem eine helle Fühlerbasis und helle Pleuren. Bei den Exemplaren aus Süditalien ist der Sensillenfleck des Palpengrundgliedes weniger deutlich grubig vertieft und der Dorsalflügel der Styli etwas weniger auffällig.

Corynoptera cavipes sp. n., Abb. 3

Beschreibung:

♂. **Kopf:** Augenbrücke 3reihig. 4. Fühlergießelglied 2,5mal so lang wie breit, etwas anliegend

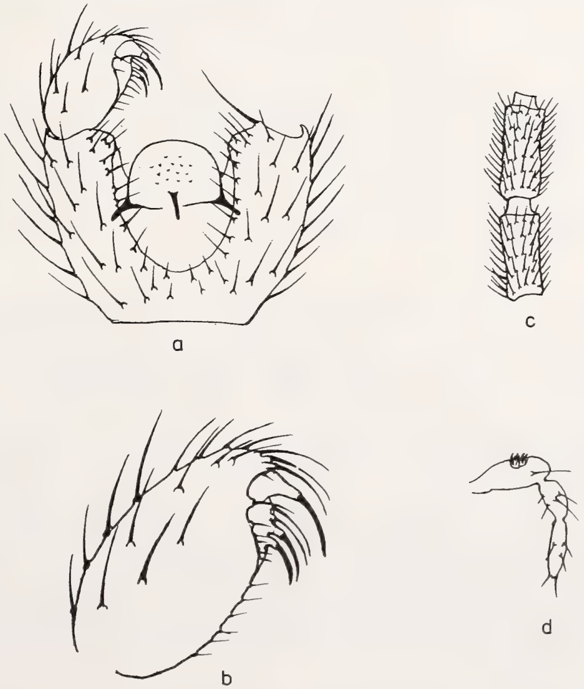


Abb. 3: *Corynoptera cavipes* sp. n., ♂. a) Hypopygium; b) Stylus ventral; c) 3. u. 4. Fühlergeißelglied; d) Palpus.

und kürzer als die Gliedbreite borstig behaart. Palpen 3gliedrig; Grundglied keulig, mit 1—2 Borsten; Sensillenfeld rundlich begrenzt und vertieft; 2. Glied rundlich, mit 1—2 geißelhaarähnlichen Borsten, 3. Glied schmal und wenig länger als 2. Glied.

Thorax: braun, Coxen und Beine heller. Mesonotum mit deutlichen dorsozentralen und kräftigen lateralen und skutellaren Borsten; Postpronotum nackt, Antepronotum mit zwei langen und zwei kurzen Borsten, prothorakales Episternit mit 5—6 deutlich kürzeren Haaren. Flügel leicht getrübt; r_1 kurz, c = 2/3 w; x = y, beide nackt; m-Gabel kürzer als m-Stiel. Halteren dunkel. Tibia p_1 mit deutlich berandetem Borstenfleck. Klauen ungezähnt.

Abdomen: Hypopygium dunkel; Valven kurz und kräftig; ventrale Valveninnenseiten recht kurz behaart; Styli auf der Dorsalseite nicht eckig vorgewölbt und ventral unter dem Spitzenzahn breit ausgehöhlt, mit apikal stehendem kräftigen Dorn auf solidem Sockel, darunter zwei recht lange und gebogene Dörnchen; Genitalplatte flach gerundet und seitlich etwas ausgerandet, mit feinen Zähnchen und ohne fingerförmigen Fortsatz. Aedoeagus schmal und nicht lang.

Größe: 2,5 mm.

♀. Augenbrücke schmal, 2reihig. Fühlergeißelglieder lang, 4. Geißelglied 2,4mal so lang wie breit, recht spärlich borstig behaart; Grundglied mit langer Borste; Gesichtsbehaarung auffallend lang. Palpen 3gliedrig; Grundglied schlank keulig und etwas länger als 3. Glied, mit leicht (nicht grubig) vertieftem Sensillenfeld und 1—2 langen Haaren; 2. Glied kurz eiförmig, mit mehreren Borsten, eine geißelhaarförmig.

Thorax dunkel, Coxen und Beine heller. Mesonotum lang dunkel behaart. Flügel hell; r_1 = 2/3 r; r_5 auffallend gerade; c = 2/3 w; m-Gabel kürzer als m-Stiel; y = x, beide nackt. Halteren angedunkelt.

Locus typicus: Harz, Kyffhäuser, Opferschachthöhle.

Typus: 1 ♂, 10. 6. 1989, Barberfallenfang, leg. Eckert.

Paratypen: 1 ♂, 11. 10. 1990, Thüringen, obere Clythenhöhle bei Pößneck, leg. Eckert; 8 ♂, 16 ♀, 19. 7. 1992; 2 ♂, 8.—27. 6. 1992, Wrisberholzen bei Hildesheim, Bodenfalle, leg. Sprick.

Artvergleich: Die neue Art steht durch die beiden subapikalen Dörnchen den Arten *C. globiformis* Frey und *C. postglobiformis* sp. n. nahe. Von beiden unterscheidet sie sich durch die viel längeren Subapikaldörnchen, die breite ventrale Ausrandung unter dem Spitzendorn, die schmaleren Styli und die starke und dunkle Beborstung des Mesonotums.

Corynoptera postglobiformis sp. n., Abb. 4, 5

Beschreibung:

♂. **Kopf:** Augenbrücke 3reihig. 4. Fühlergeißelglied 3mal so lang wie breit, gebogen borstig und etwas kürzer als die Gliedbreite behaart; Fühler einfarbig braun. Palpen 3 gliedrig; Grundglied mit scharf begrenzter Sensillengrube und einer Außenborste.

Thorax: dunkelbraun, Coxen und Beine heller. Mesonotum bräunlich behaart, laterale, praeskutellare und zwei skutellare Borsten kräftig. Antepronotum und prothorakales Episternit mit langen Borstenhaaren. Flügel hell; r_1 = 2/3 r; c = 2/3 w; y = x, beide nackt (y manchmal mit 1—2 Makrotichien). Halteren hell. Tibia p_1 mit bogig berandetem, unregelmäßigem Borstenfleck. Klauen ungezähnt.

Abdomen: hellbräunlich behaart. Hypopygium mit verhältnismäßig kurzen und kräftigen Valven, innen ventral auf der Membran recht lang, aber nicht dicht behaart; Styli breit, fast kugelig, auf der Dorsalseite vorgewölbt, aber nicht eckig geflügelt; subapikal mit leicht gebogenem Dorn in Höhe einer schmalen ventralen Aushöhlung, etwas seitlich darunter zwei kleine, aber deutliche Nebendörnchen, über dem Spitzendorn mit gleichlangen, sehr kräftigen Borsten; Genitalplatte fast viereckig, apikal gerade, mit auffällig fingerförmigem Fortsatz, feinen Zähnchen und langem Aedoeagus.

Größe: 3 mm.

♀. unbekannt.

Locus typicus: Deutschland, Zachow bei Neubrandenburg.

Holotypus: 1 ♂, 28. 7. 1985, Käscherfang, leg. Lembke.

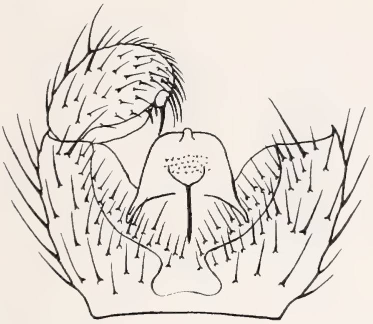


Abb. 4: *Corynoptera postglobiformis* sp. n., ♂. Hypopygium.

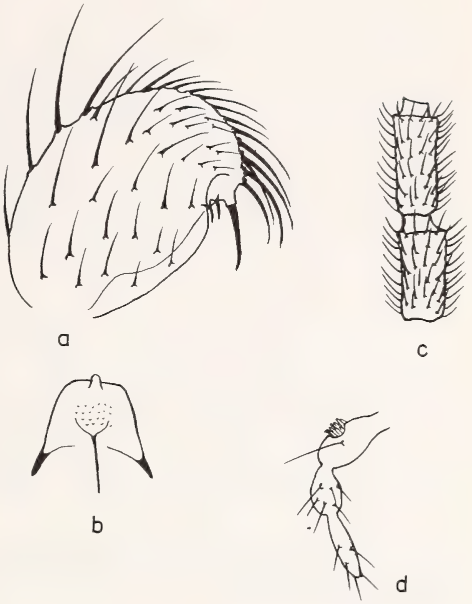


Abb. 5: *Corynoptera postglobiformis* sp. n., ♂. a) Stylus dorsal; b) Genitalplatte; c) 3. u. 4. Fühlergeißelglied; d) Palpus.

Paratypen: 1 ♂, 20. 7. 1986, Greifswald, Buchenmischwald, leg. Treetz; 1 ♂, 2. 8. 1992; 3 ♂, 21. 8. 1992, Wampen bei Greifswald, Buchen-Eichen-Mischwald, Gelbschale, leg. Jaschhof; 1 ♂, 20. 8. 1987, Thüringer Wald, Vessertal bei Schleusingen, Emergenzfalle, leg. Bellstedt.

Artvergleich: Die neue Art unterscheidet sich von *C. concinna* Winn. und *C. winnertzi* sp. n. durch die wenig ausgeprägte dorsale Verdickung der Styli und den Besitz von zwei kleinen Nebendornen seitlich unter dem Spitzendorn. Diese beiden Nebendörnchen hat sie gemeinsam mit *C. globiformis* Frey, von der sie sich durch die stärker gerundeten Styli, eine weniger dichte Behaarung des ventralen Valvenrandes, eckige Genitalplatte und langen Aedoeagus unterscheidet.

Corynoptera globiformis (Frey, 1945), comb. n., Abb. 6

Lycoriella globiformis Frey, 1945, p. 16—17, Fig. 15
Corynoptera globula Freeman, 1983, p. 165, Abb. 7—8, **syn. n.**
Corynoptera paraglobula Rudzinski, 1988, S. 281—284, Abb. 1—6.

Nachbeschreibung:

♂. **Kopf:** Augenbrücke 3reihig. Fühler einfarbig braun; 4. Fühlergeißelglied 2,2mal so lang wie breit, recht dicht und kürzer als Gliedbreite behaart, mit kurzem Hals. Palpen 3gliedrig; Grundglied mit wenig vertieftem Sensillenfeld und einer langen Außenborste; 2. Glied rundlich, halb so lang wie 3. Glied.

Thorax: braun, Coxen und Beine wenig heller; Postpronotum nackt. Mesonotum bräunlich behaart, mit langen und feineren lateralen, praeskutellaren und skutellaren Borsten. Postpronotum nackt; Antepronotum mit 3—4 Borsten, eine davon auffallend lang. Flügel leicht gebräunt; $r_1 = 2/3$ r; c = 2/3 w; y etwas länger als x und mit 1—2 Makrotrichien. Halteren angedunkelt. Tibia p_1 mit dichtem, schwach halbrund berandetem Borstenfleck. Klauen ungezähnt.

Abdomen: recht lang bräunlich behaart. Hypopygium mit vergleichsweise kurzen und kräftigen Valven, an der ventralen Innenseite auch auf der Membran lang und dicht behaart; Styli oval, ohne Vorsprung auf der Dorsalseite, innen vor der Spitze etwas abgeflacht, dorsal sub-

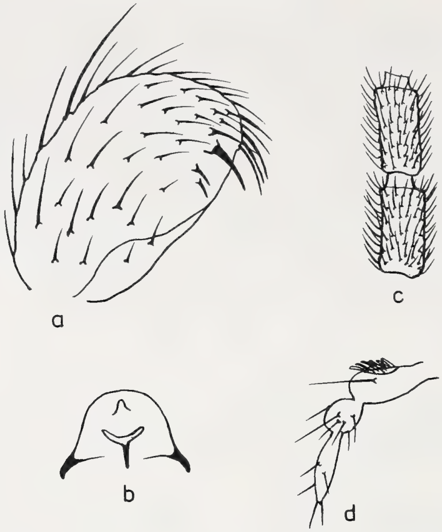


Abb. 6: *Corynoptera globiformis* (Frey), ♂. a) Stylus dorsal; b) Genitalplatte; c) 3. u. 4. Fühlergeißelglied; d) Palpus.

apikal mit einem leicht gebogenen Dorn, seitlich darunter 2 kürzere Nebendorne; Genitalplatte gerundet, mit fingerförmigem Fortsatz und kurzem Aedoeagus.

Größe: 3 mm.

Verbreitung: Deutschland: Thüringer Wald bei Eisennach, 1 ♂, 21. 8. 1989, leg. Bellstedt; Spreewald, 1 ♂, 28. 8. 1988, leg. Hiekel; Klein Nemerow bei Neubrandenburg, 1 ♂, 16. 7. 1985, leg. Lembke; Insel Hiddensee, 1 ♂, 8. 10. 1987, leg. Menzel; Elisenhain bei Greifswald, 2 ♂, 20. 8. 1970, leg. Treetz; Greifswald, Wampener Wald, 3 ♂, 18. 8. 1992; 13 ♂, 21. 8. 1992; 23 ♂, 24. 8. 1992, 17 ♂, 10. u. 11. 9. 1992, Gelbschale, leg. Jaschhof; Damerower Wald bei Sassen, 2 ♂, 30. 8. 1985, leg. Groth; Klein Schmölen. Binnendüne, 1 ♂, 23. 9. 1984, leg. Groth; Bornhöved bei Kiel, 1 ♂, 12.—26. 8. 1989, leg. Heller. England: (Freeman 1983); Azoren (Locus typicus, Frey 1945).

Zusammenfassung

Durch das Auffinden des Typusexemplars von *Sciara concinna* Winnertz in der Sciariden-Sammlung Lengersdorf des Alexander-Koenig-Museums Bonn konnte nachgewiesen werden, daß die Artinterpretation von Tuomikoski (1960) nicht stimmt. *Corynoptera concinna* (Winn., 1867) sensu Tuomikoski ist eine neue Art, die als *C. winnertzi* beschrieben wird. *C. semiconcinna* Mohrig & Krivosheina, 1985 ist dagegen mit *S. concinna* Winn. identisch. *C. globiformis* (Frey, 1945), *C. postglobiformis* sp. n. und *C. cavipes* sp. n. gehören zur engeren Verwandtschaft von *C. concinna* (Winn.). *C. subconcinna* Mohrig & Martens, 1987 aus Nepal gehört zwar zur *forcipata*-Gruppe in bisheriger Auffassung, aber nicht sicher zur engeren *concinna*-Verwandtschaft. *C. paraglobula* Rudzinski, 1988 ist identisch mit *C. globula* Freeman, 1983. Beide Arten sind Synonyme von *Lycoriella globiformis* Frey, die eine *Corynoptera*-Art darstellt und neu kombiniert wurde.

Literatur

Freeman, P. (1983): Revisionary notes on British Sciaridae (Diptera). — Entomologist's mon. Mag. 119: 161—170.

Frey, R. (1945): Tiergeographische Studien über die Dipterenfauna der Azoren. I. Verzeichnis der bisher von den Azoren bekannten Dipteren. — Commentat. biol., Helsingfors 8 (10): 1—114.

Lengersdorf, F. (1928—1930):Lycoriidae (Sciaridae). — In: Lindner, E.: Die Fliegen der paläarktischen Region. II 1: 71 S., 4 Tafeln, Schweizerbart, Stuttgart.

Lengersdorf, E. (1941): Bemerkungen zu verschiedenen *Sciara*-(*Lycoria*-)Arten. — Decheniana 100 B: 47—50, 2 Tafeln.

Menzel, F., W. Mohrig & I. Groth (1990): Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Diptera — Sciaridae. — Beitr. Ent. 40: 301—400.

Mohrig, W. & J. Martens (1987): Sciaridae aus dem Nepal-Himalaya (Insecta: Diptera). — Courier Forsch.-Inst. Senckenberg 93: 481—490.

Mohrig, W., N. Krivosheina, & B. Mamaev (1985): Beiträge zur Kenntnis der Trauermücken (Diptera, Sciaridae) der Sowjetunion. Teil VIII. Neue Arten aus europäischen Gebieten. — Zool. Jb. Syst. (Jena) 112: 299—310.

Rudzinski, H.-G. (1988): *Corynoptera paraglobula* — eine neue *Corynoptera*-Art mit zweigliedrigem Maxillarpalpus (Diptera: Sciaridae). — Ent. Z. (Essen) 98 (19): 280—284.

Tuomikoski, R. (1960): Zur Kenntnis der Sciariden (Dipt.) Finnlands. — Ann. zool. Soc. zool. bot. fenn. Vanamo 21 (4): 1—164.

Winnertz, (1867): Beitrag zu einer Monographie der Sciariden. — 187 S., 1 Tafel. — K. k. zoologisch-botanische Gesellschaft, Wien.

Prof. Dr. sc. nat. Werner Mohrig, Zoologisches Institut und Museum der E.-M.-Arndt-Universität Greifswald, J.-S.-Bach-Straße 11/12, D-17489 Greifswald, BRD.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 1—2	S. 57—62	Bonn, August 1993

Beobachtungen zum Aggressionsverhalten männlicher Blaustirnamazonen (*Amazona aestiva*) unter Volierenbedingungen[1])

Werner Lantermann

Abstract. The aggressive behavior of captive male Blue-fronted Amazon parrots was observed by facing two single cage birds to mated pairs and to each other under various conditions. The main aggressive displays during their confrontation are described and illustrated. The mated males always defeated the single male birds and gained the highest rank in the peck-order.

Key words. Blue-fronted Amazon parrots, aggressive behavior, territorial aspects in captivity.

Einleitung

Die Blaustirnamazone (*Amazona aestiva* Linnaeus, 1758) gehört zu den wenigen bislang ethologisch bearbeiteten Neuweltpapageien. Neben kleineren Mitteilungen zur allgemeinen Biologie, Morphologie und Ethologie (Lantermann 1987a, 1988, 1989) liegt für *Amazona aestiva* auch eine Übersichtsdarstellung über Biologie, Ethologie und Haltung vor (Lantermann 1987b). Einige der dort im Verhaltensteil wiedergegebenen Beobachtungen — seinerzeit mangels umfassender Daten recht allgemein abgefaßt — sind ergänzungsbedürftig. In dieser Arbeit werden deshalb weiterführende Details zum Aggressionsverhalten von Blaustirnamazonenmännchen unter Volierenbedingungen mitgeteilt.

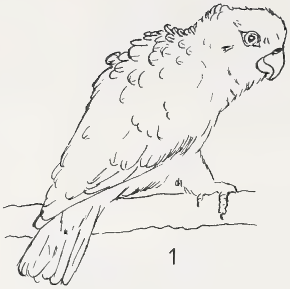
Als Beobachtungstiere standen drei adulte, synchronisierte Paare zur Verfügung, die jeweils in separaten Volieren (Innenhaus 1 x 1 x 2 m, Außenvoliere 2 x 2 x 1 m) gehalten wurden. Außerdem waren zwei adulte, als langjährige Käfigvögel gehaltene Männchen aus Privathaushalten verfügbar, die nicht in Sicht- oder Hörweite zueinander gehalten wurden.

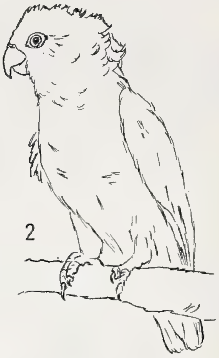
In insgesamt 14 Versuchen von jeweils 60 min. Dauer testeten wir durch direkte Konfrontation verschiedener Tiere in Volieren unterschiedlicher Größe die aggressiven Verhaltensweisen a) jeweils zwischen einem Paar (P1, P2, P3) und einem der männlichen Käfigvögel (M1) unter für die Paare bekannten Volierenbedingungen, b) in gleicher Weise (P1, P2, P3 mit M2), aber auf für alle Vögel unbekanntem Terrain (in einer Voliere von 3 x 2 x 2 m Größe) und c) zwischen beiden männlichen Einzelvögeln auf unbekanntem Terrain, mit Wiederholung der Versuche im Abstand von jeweils sieben Tagen.

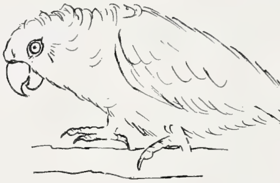
Für die Leihgabe von Blaustirnamazonen für Beobachtungszwecke danke ich S. Benecke, Prof. Dr. L. Dittrich, J. Florstett, Dr. E. Rühmekorf, O. Schneider und M. Stahl. B. Wildschrei, Oberhausen, hat verschiedene Beobachtungen zu dieser Arbeit beigetragen; die kritische Durchsicht einer früheren Fassung dieser Arbeit verdanke ich Dr. R. Hutterer, Museum Alexander Koenig, Bonn.

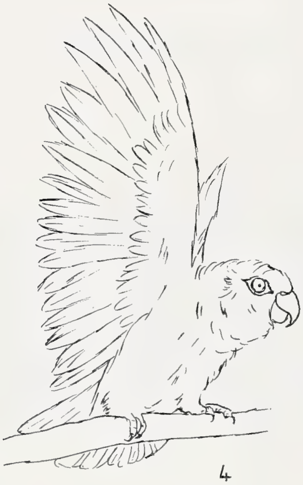
---

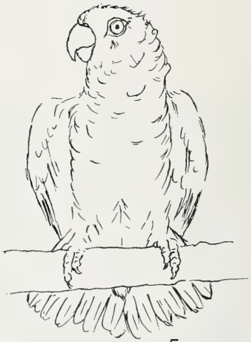
[1]) Beiträge zur Biologie der Blaustirnamazone, Teil 4.

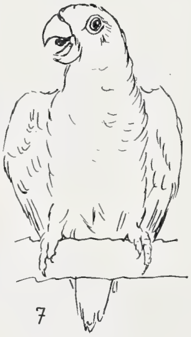

1

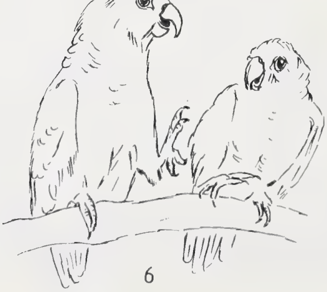

2

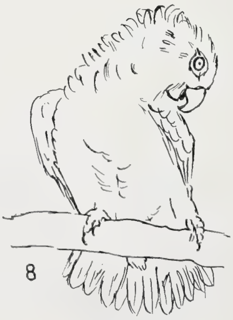

3


4


5


7


6


8

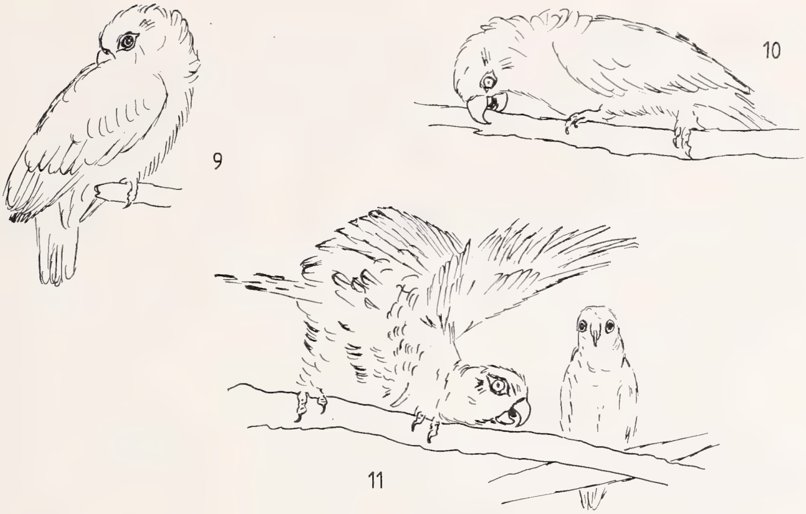


Abb. 1—11: 1, 2: Gesträubtes Scheitel- und Hinterrückengefieder zeigt leichte Aggressivität an — Low intensity aggression shown by slightly fluffed feathers on head and neck, 3: Aggressives Schreiten — Aggressive walk ('Parade walk'), 4: Flügelhochfächern — Wing shrug display, 5: Ambivalentes Droh- und Imponierverhalten — Ambivalent carpal-holding and tail-fanning in threat and imposing display, 6: Fußheben zur Beschwichtigung — Foot-lifting, 7: Defensives Drohen — Defensive threat display, 8: Putzen im Übersprung — Displacement autopreening, 9: Schnabelverstecken mit Ruhestellung — Hiding the bill and resting posture, 10: In-den-Ast-Beißen im Übersprung — Displacement perch-biting, 11: Lateraldrohen — Threat display by presenting the back part. Beachte die Pupillenverengung in Abb. 3, 4, 5, 8, 10, 11 — note pupil flexion in figs 3, 4, 5, 8, 10, 11.

Beobachtungen

a) Wenn einer der isoliert gehaltenen männlichen Käfigvögel (M1) zu einem der adulten Paare in die Voliere gesetzt wurde, kam es in zwei von drei Fällen zur direkten Konfrontation beider Männchen, aus der das verpaarte Männchen als „Sieger" hervorging. Unmittelbar nach der Zusammenführung versuchte der verpaarte Vogel das hinzugesetzte Männchen durch Schnabelhiebe, Wegdrücken oder Anfliegen zu vertreiben. Dabei fächerte es den Schwanz, sträubte Kopf-, Nacken- und Hinterrückenfedern, stellte die Flügelbuge ab und verengte die Pupillen (Abb. 1, 2, 5). Zeigte der bedrohte Vogel keine Droh- oder Verteidigungsbereitschaft, wurde er weiter bekämpft, meist so lange, bis beide Vögel kämpfend am Boden lagen („Hahnenkampf"). Der unterlegene Vogel äußerte dabei eine sechssilbige ä-ä-ä — — ä-ä-ä-Tonfolge, wobei Tonhöhe und Schnelligkeit der Tonfolge mit steigendem Erregungsgrad variierten. Diese Lautäußerungen lassen sich vermutlich aus den Bettellauten der Jungvögel oder submissiven Weibchen ableiten. Sie signalisieren Unselbständigkeit, Angst und Unterlegenheit und wirken bis zu einem gewissen Grad angriffshemmend.

Die Angsttonfolge allein genügte aber nicht, um jeweils die verpaarten Männchen von den Angriffen abzubringen, sondern es folgten weitere Angriffe, die durch den Angriffsgang, das „aggressive Schreiten" eingeleitet werden (Abb. 3). Dabei bewegte sich der Angreifer mit gesenktem Kopf und gesträubtem Hinterrückengefieder (mit Körperlängsachse zum Sitzast) auf sein Gegenüber zu und führte blitzschnell Schnabelattacken aus, die gelegentlich im „Hahnenkampf" auf dem Volierenboden endeten. Erst wenn sich der Unterlegene auf den Rücken warf, die Beine von sich streckte und dem Angreifer unter wiederholten ä-ä-ä — — ä-ä-ä-Lauten Füße und Bauch ungeschützt entgegenhielt, zog sich der Angreifer zurück und ließ mehrfach ein offenbar erregtes „rr-rr" oder „grr-grr" ertönen. Begleitet war diese Phase von häufigen Übersprungsreaktionen, wie ein ruckartiges Zur-Seite-Drehen des Kopfes, Putzbewegungen im Rückengefieder (Abb. 8), kraftvolles In-den-Ast-Beißen (Abb. 10) oder hastige Futteraufnahme.

Im dritten Fall (P3 und M1) ergaben sich keine eindeutigen Dominanzverhältnisse zwischen den Männchen. Beide zeigten nur maximale Imponierverhaltensweisen und neben den beschriebenen Ausdrucksformen auch das Flügelhochfächern (Abb. 4). Eine Form des Lateraldrohens (Abb. 11) wurde vom verpaarten Männchen gezeigt. Ansonsten bekämpften sich die Männchen auf niedrigem Intensitätsniveau, wobei der erhobene Fuß (Abb. 6) zur Beschwichtigung genügte, um größere Beißereien zu verhindern.

Die Wiederholung der Testreihe nach sieben Tagen brachte in den ersten beiden Fällen ein Fortbestehen der erkämpften Rangordnung, ohne daß es zu neuerlichen Auseinandersetzungen der Tiere kam. Die dominanten Männchen zeigten ein ausgeprägtes Imponierverhalten, das einzelne Männchen demonstrierte unmittelbar nach Einsetzen in die Voliere seine submissive Position, machte sich klein, verhielt sich unauffällig und hielt sich von den beiden anderen Tieren fern. Im dritten Versuch verhielten sich die beiden männlichen Rivalen, als ob sie sich zum ersten Mal begegneten und bekämpften einander in der oben (Test 1 und 2) beschriebenen Weise, bis das verpaarte Männchen die Oberhand gewann.

b) Bei der Zusammenführung der Paare mit M2 auf unbekanntem Terrain zeigten sich durchgängig bei allen drei Tests die gleichen Tendenzen wie in der ersten Versuchsreihe, allerdings erst nach einer gewissen Orientierungsphase in der neuen Umgebung, die zwischen 8 und 32 min. dauerte. Die verpaarten Männchen bekämpften in allen drei Fällen die einzelnen Männchen erfolgreich. Die Wiederholung der Versuche nach sieben Tagen, in denen — wie im ersten Testzyklus auch — die einzelnen Männchen weder in Hör- noch in Sichtweite der Paare gehalten wurden, ergab sich in allen Fällen ein Andauern der erkämpften Rangordnung (mit vergleichbarem Verhalten wie unter a) beschrieben).

Die Weibchen beteiligten sich in allen Tests nicht aktiv an den aggressiven Auseinandersetzungen. Sie schauten den Aktivitäten der Männchen jeweils von erhöhter Warte aus zu, begleiteten die Vorgänge oft mit vornüber gebeugten Körpern und lauten Stimmäußerungen, die wie „au-au-au" klangen. Kam das Einzelmännchen zufällig in ihre Nähe, hackten sie gelegentlich ganz kurz und eher ein wenig zurückhaltend auf den Unterlegenen ein.

c) Beim Zusammenführen beider männlicher Käfigvögel auf unbekanntem Terrain kam es in den ersten 9 min. ihres Zusammentreffens zu einer Orientierung in der Voliere, danach zuerst zu ausgeprägtem Imponierverhalten, bei dem alle zuvor beschriebenen aggressiven Ausdrucksformen eingesetzt wurden, mit Ausnahme des Lateraldrohens, das offenbar nur in Verbindung mit weiblichen Partnervögeln vorkommt. Es hat vermutlich ambivalenten Ausdruckscharakter und dient einerseits als Drohelement gegenüber Rivalen, andererseits als Imponier- bzw. Balzelement gegenüber dem Weibchen (vgl. Lantermann 1990).

Die zweite Phase der aggressiven Auseinandersetzungen begann 16 min. nach Versuchsbeginn. Sie war geprägt von Schnabelgefechten, die stets von M1 begonnen wurden, derweil M2 unter defensivem Drohen (Abb. 7) die Angriffe parierte und durch Fußheben (Abb. 6) beschwichtigte. Zwischengeschaltet wurden nun Kampfpausen, in denen M1 auf den höchsten Sitzast flog und von dort drohte (Abb. 5). Nach 41 min. zeigte M2 keine aggressiven Ausdrucksformen mehr und nahm die submissive Position ein, derweil M1 zunehmend mit dem Drohverhalten nachließ und den zweiten Vogel mit Ende des Tests kaum noch beachtete.

Beim Wiederholungsversuch waren die Dominanzverhältnisse von Anfang an eindeutig. Das dominante Männchen M1 zeigte nur ganz schwache Drohgesten, derweil M2 in jeder Hinsicht seine Unterlegenheit demonstrierte. Gleich bei Testbeginn versteckte es seinen Schnabel zur Beschwichtigung im Rückengefieder, derweil es aber den anderen Vogel interessiert bei allen Bewegungen beobachtete (Abb. 9). Zu einer aggressiven Auseinandersetzung beider Vögel kam es nicht mehr. Das Aufeinandertreffen zweier adulter Männchen führt somit — wie auch frühere Beobachtungen gezeigt haben (Lantermann 1989, 1990) — nach einigen aggressiven Auseinandersetzungen oft zur Ausbildung einer Rangordnung, deren Entstehungsmechanismen bislang kaum bekannt sind. Dabei nimmt ein Tier den dominanten, eins den submissiven Rang ein. In der Folge können bei beiden Vögeln aufgrund ihres „ambivalenten Sexualverhaltens" (Lorenz 1939) paarähnliche Beziehungen beobachtet werden.

Verhaltensvergleiche zu anderen Papageienarten

Wenn auch bislang nicht viele Verhaltensstudien über Papageien vorliegen, so lassen sich doch gewisse Vergleiche zu anderen Gattungen und Arten anstellen.

Das Lateraldrohen der männlichen Blaustirnamazone (Abb. 11) ist bislang für keine andere Amazonenart beschrieben worden. Möglicherweise stellt es aber eine modifizierte Form des Vornüberbeugens („Bowing") dar, das Snyder et a. (1987) als Element der Paarbildung für Blaukronen- (*Amazonia ventralis*) und Puerto-Rico-Amazonen (*Amazona vittata*) beschrieben haben. Es ähnelt weiterhin der Balz des männlichen Bankskakadus (*Calyptorhynchus magnificus*) (Diefenbach 1982) und dem „Heraldic Display" des Rosakakadus (*Eolophus roseicapillus*) (Rowley 1990).

Das Flügelhochfächern (Abb. 4) ist bislang nur für die Weißstirnamazone (*Amazona albifrons*) beschrieben worden (Levinson 1980). In abgewandelter Form des Flügelschlagens kommt es auch im agonistischen Verhalten des Großen Soldatenaras (*Ara ambigua*) (Fritsche 1976) und im Spielverhalten des Dunkelroten Aras (*Ara chloroptera*) (Deckert & Deckert 1982) vor.

Das In-den-Ast-Beißen im Übersprung (Abb. 10) bildet Hardy (1963) auch für den Elfenbeinsittich (*Aratinga canicularis*) ab. Ebenso wie das Putzen im Übersprung (Abb. 8), das der Verfasser aus eigenen Beobachtungen an Mülleramazonen (*Amazona farinosa*) kennt, kommt es vermutlich auch bei weiteren Papageienarten vor.

Alle anderen beschriebenen Verhaltensweisen, besonders das beschwichtigende Fußheben (das Dilger 1960 allerdings nicht für *Agapornis* beschreibt), das aggressive Schreiten und die damit verbundene Pupillenverengung sowie der „Hahnenkampf" lassen sich durch fast alle untersuchten Arten bis hin zu den entfernt verwandten Schmalbindenloris (*Trichoglossus haematodus massena*) und den altweltlichen Langflügelpapageien (*Poicephalus*) und Unzertrennlichen (*Agapornis*) verfolgen (Dilger 1960, Holyoak & Holyoak 1972, Ulrich et al. 1972).

Eine genaue Differenzierung ist aufgrund der Literaturlage zur Zeit nicht möglich.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit werden die aggressiven Verhaltensformen von Blaustirnamazonen im innerartlichen Konflikt (beim Zusammentreffen unverpaarter und verpaarter Männchen) unter wechselnden Volierenbedingungen beschrieben. Dabei setzten sich verpaarte Männchen stets gegen unverpaarte durch, und zwar sowohl auf vertrautem wie auf unbekanntem Terrain. Das Aufeinandertreffen zweier unverpaarter Männchen führte nach einigen aggressiven Auseinandersetzungen zur Ausbildung einer Rangordnung, wobei ein Tier den dominanten, eins den submissiven Rang einnahm.

Die beschriebenen agonistischen Verhaltensweisen der Blaustirnamazonen werden mit den Verhaltensbeschreibungen von anderen Papageienarten in der Literatur verglichen.

Literatur

Deckert G. & K. Deckert (1982): Spielverhalten und Komfortbewegungen beim Grünflügelara. — Bonn. zool. Beitr. 33: 269—281.

Diefenbach, K. (1982): Kakadus. — Bomlitz.

Dilger, W. C. (1960): The comparative ethology of the African parrot genus *Agapornis.* — Z. Tierpsychol. 17: 649—685.

Fritsche, G. (1976): Beiträge zum Ethogramm der Art *Ara ambigua.* — Diplomarbeit, Universität Bielefeld und TU Braunschweig.

Hardy, J. W. (1963): Epigamic and reproductive behaviour of the Orange-fronted Parakeet. — Condor 65: 169—199.

Holyoak, D. M. & D. T. Holyoak (1972): Notes on the behaviour of African parrots of the genus *Poicephalus.* — Avic. Mag. 78: 88—95.

Lantermann, W. (1987a): Beiträge zur Biologie der Blaustirnamazone: Gefiederfärbung und Rassenbildung. — Die Voliere 10: 212—215.

Lantermann, W. (1987b): Die Blaustirnamazone — Biologie, Ethologie, Haltung. — Bomlitz.

Lantermann, W. (1988): Sexualdimorphismus bei der Blaustirnamazone. — Verh. Orn. Ges. Bayern 24: 763—764.

Lantermann, W. (1989): Beiträge zur Biologie der Blaustirnamazone, 3. Mitteilung: Wechsel der Dominanzverhältnisse innerhalb einer Volierensozietät. — Die Voliere 12: 40—43.

Lantermann, W. (1990): Großpapageien — Wesen, Verhalten, Bedürfnisse. — Stuttgart.

Levinson, S. T. (1980): The social behaviour of the White-fronted Amazon. — In: R. S. Pasquier, ed., Conservation of new world parrots, p. 403—417, St. Lucia.

Lorenz, K. (1939): Die Paarbildung beim Kolkraben. — Z. Tierpsychol. 3: 278—292.

Rowley, I. (1990): The Galah. — Chipping Norton.

Snyder, N. F. R., J. W. Wiley & C. B. Kepler (1987): The parrots of Luquillo: Natural history and conservation of the Puerto Rican Parrot, L. A.

Ulrich, S., V. Ziswiler & H. Bregulla (1972): Biologie und Ethologie des Schmalbindenloris. — Der Zool. Garten NF. 42: 51—94.

Werner Lantermann, Institut für Papageienforschung e. V. (IPF), Drostenkampstr. 15,
D-46147 Oberhausen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 1—2	S. 63—68	Bonn, August 1993

Lautäußerungen von *Parus fasciiventer* in Zentralafrika (Aves: Paridae)

Brigitte Schottler & Frank Henning

Abstract. Song types and calls of *Parus fasciiventer* are described and figured. Beside calls, two major song types exist. These represent phrases and note groups and differ individually in frequency range and fine structure of the notes. One song type is similar to those of Central European *Parus major*.

Key words. *Parus fasciiventer*, Rwanda, Zaire, song structure, song types.

Einleitung

Die Bergnebelwälder Zentralafrikas von Ruwenzori (Uganda) im Norden und jene westlich (Kabobo) des Tanganyika Sees (Tansania) im Süden (Abb. 1) bilden die Grenze des Verbreitungsgebietes von *Parus fasciiventer* (Chapin 1954), wo die Meise in Höhen über 2100 m vorkommt (Dowsett-Lemaire 1990) und bis 3800 m Höhe aufsteigt (Gyldenstolpe 1924). Ihr Lebensraum ist die Wipfelregion der für Bergwälder charakteristischen Baumarten, einschließlich Bambus- und Hagenia-Wäldern (Chapin 1954). Außerhalb der Brutzeit wurde sie in gemischten Gruppen (6—8 Tiere) mit *Parus funereus* und *Zosterops* sp. beobachtet (Dowsett-Lemaire 1990, Gyldenstolpe 1924). Eck (1988) rechnet *P. fasciiventer* zu der *major*-Artengruppe und stellt sie dort gleichberechtigt neben die Arten-Komplexe *afer* und *griseiventris*. Dowsett-Lemaire & Dowsett (1990) dagegen rechnen *P. fasciiventer* der *afer*-Gruppe zu, deren Angehörige hauptsächlich in Tieflandsavannen verbreitet sind. Lack (1971) ordnet sie einer „*afer* superspecies" zu, die den afrikanischen Meisen innerhalb der *major*-Artengruppe von Eck (1988) entspricht. Über Biologie und Lautäußerungen ist wenig bekannt; letztere wurden bisher lautmalerisch umschrieben (Gyldenstolpe 1924, Dowsett-Lemaire 1990), nur Hailman (1989: fig. 3c) bildet ein Sonagramm ab, das mit unseren Aufnahmen vergleichbar ist.

Material und Methode

Material: Lautäußerungen (spontan und auf Rückspiel von Originalgesang) von 15 Individuen wurden vom 29. 7.—9. 9. 1991 im Foret de Nyungwe (Rwanda) und Kahuzi Biega Nationalpark (Zaire, Provinz Kivu), westlich des Kivu-Sees (Abb. 1) aufgenommen. Geräte: Sony-WMD3 Walkman mit Telinga-Pro-III-Mikrofon und Reflektor ∅ 60 cm. Sonagramme: DSP-Sona-Graph 5500 (Kay Elemetric Co), Filterbreite 300 Hz. Kay Gray Scale Printer 5510.

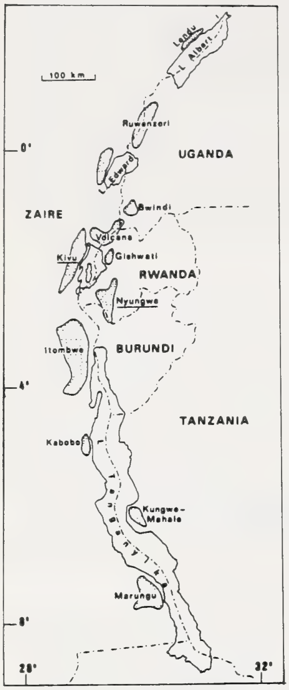


Abb. 1: Verbreitung von *Parus fasciiventer* (nach Dowsett-Lemaire & Dowsett 1990, verändert). Unterstrichene Namen kennzeichnen unsere Aufnahmeorte. — Distribution of *Parus fasciiventer* (after Dowsett-Lemaire & Dowsett 1990, modified). Underlined locality names indicate our recording localities.

Ergebnisse

Lautäußerungen von *fasciiventer* sind bereits nach dem Höreindruck als typisch für die Gattung *Parus* zu erkennen. Sie entsprechen den von Thielcke (1968) für die Gattung aufgestellten Charakteristika: Innerhalb einer Gesangsstrophe werden ein bis mehrere Elementtypen stereotyp wiederholt, ebenso die Strophen eines Typs, ehe zu einem anderen übergewechselt wird. Dieses Prinzip wird nach jetziger Kenntnis nur von einigen Arten durchbrochen (Thielcke 1968, Hailman 1989). Die Lautäußerungen von *fasciiventer* lassen sich in drei Gruppen einteilen:

1) Gesangsstrophen aus Phrasen aufgebaut: nach einem oder mehreren einleitenden Elementen wird ein Element mehrfach wiederholt (Abb. 2a—f).
2) Gesangsstrophen aus Elementgruppen aufgebaut: mehrere unterschiedliche Elemente bilden eine Gruppe und werden als solche wiederholt (Abb. 3a—d).
3) Rufe: kurz und einfach strukturiert (Abb. 3e).

Die 15 Individuen besaßen neun verschiedene Strophentypen, die sich den Gruppen 1) und 2) zuordnen lassen (Tab. 1). Die Länge der vermessenen Strophen liegt zwischen 0.90 s und 1.88 s. Von einem Vogel wurden bis zu drei verschiedene Strophentypen registriert. Ein Phrasentyp (Abb. 2a—e) wurde von 14 Meisen gesungen (Tab. 1). Ein aus Elementgruppen bestehender Strophentyp (Abb. 3a—c) war sieben Vögeln gemeinsam (Tab. 1). Weitere Strophentypen äußerten nur einzelne Tiere (Abb. 3d). Die Phrasen des Typs 2 bestehen aus einer variablen Anzahl (1—6) einlei-

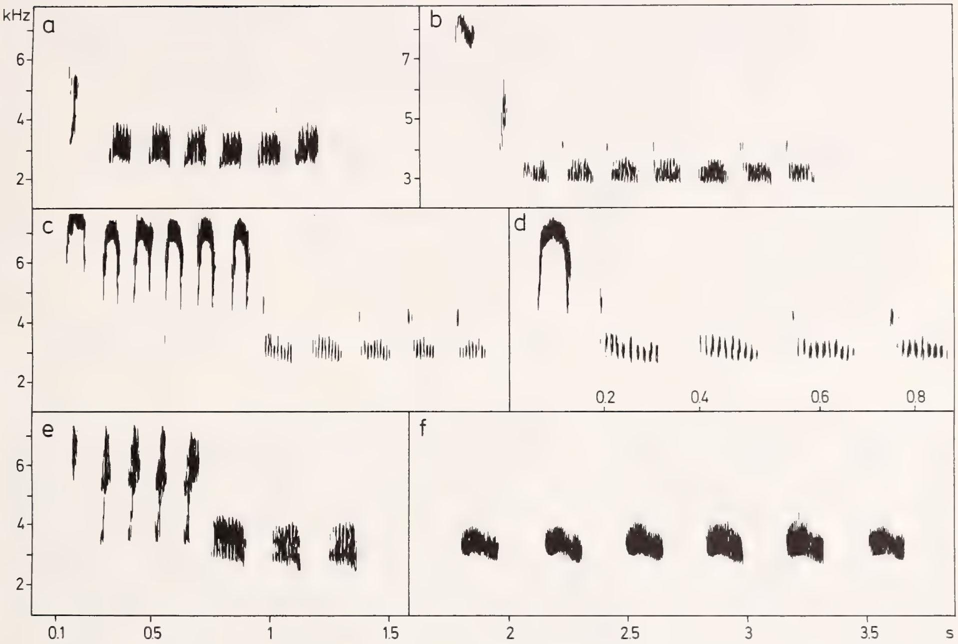


Abb. 2a—f: Lautäußerungen von *Parus fasciiventer* (a—f). — a—e) Phrasen (Strophentyp 2), d) wie c) jedoch Zeitachse von 2 s auf 1 s gedehnt, f) Phrase (Strophentyp 1), ohne Einleitelemente. — Vocalizations of *Parus fasciiventer* (a—f). — a—e) Territorial song, phrases (song type 2), d) as c) but time axis stretched from 2 s to 1 s, f) phrase, (song type 1), without introducing elements.

tender Elemente. Diese nehmen im Durchschnitt einen Frequenzbereich von 3000—7820 Hz ein und sind durch steilen Anstieg und Abfall der Frequenz in kurzer Zeit gekennzeichnet (Abb. 2a—e). Ihnen folgt eine Reihe gleichartiger, auf einer Trägerfrequenz stark modulierter Elemente (Frequenzbereich 2300—4340 Hz). Der Frequenzumfang ist mit durchschnittlich 2000 Hz für diesen Elementtyp auffallend groß. Er variiert interindividuell stark (1040 bis 4400 Hz). Bei Dehnung der Zeitachse läßt sich im Sonagramm erkennen, daß diese Elemente teilweise aus einer Folge von kurzen klickartigen Einzelelementen bestehen (Abb. 2d). Für das menschliche Ohr klingen diese Lautäußerungen, bedingt durch die starken Modulationen, rauh. Eine weitere Phrase besteht aus der Aneinanderreihung eines extrem modulierten Elementes in einem Frequenzbereich von 2460 bis 3900 Hz, der im Vergleich zu den anderen Strophentypen eng ist (Abb. 2f). Der zweithäufigste Strophentyp wird aus Elementgruppen aufgebaut. Er ist charakterisiert durch einen Wechsel von Elementen mit großem (3640—8120 Hz) und mit geringem Frequenzbereich (820—2660 Hz). Die ersteren zeigen schnelle, steile Frequenzwechsel, die letzteren sind über eine Trägerfrequenz moduliert und ähneln den Elementtypen des zweiten Phrasenteils (Abb. 3a—c). Ein zweiter aus Elementgruppen bestehender Strophentyp ähnelt dem

Tabelle 1: Lautäußerungen von 15 Individuen von *Parus fasciiventer*, aufgeschlüsselt nach dem Aufbau der Strophen-Typen und der Häufigkeit im Repertoire. n Anzahl der Individuen (vgl. Abb. 2 und 3). — Vocalizations of 15 *P. fasciiventer* individuals, keyed as to song types and frequency within the repertoire. n number of specimens (see figs 2 and 3).

Lautäußerung	n	Lautäußerung	n
Phrase Typ 1:	2 (Abb. 2f)	Ruftyp 1:	2
Phrase Typ 2:	14 (Abb. 2a—e)	Ruftyp 2:	1
Element-Gruppe 1:	7 (Abb. 3a—c)	Ruftyp 3:	1
Element-Gruppe 2:	1 (Abb. 3d)	Ruftyp 4:	1
Element-Gruppe 3:	2 (o. A.)		

Reviergesang mitteleuropäischer Kohlmeisen (*Parus major*). Er ist aufgebaut aus zwei durch einen Frequenzsprung getrennten Elementen, die in einem Frequenzbereich von 3300—4560 Hz und 2780—3600 Hz liegen (Abb. 3d). Der Reviergesang von *major* hat einen etwas höheren Frequenzbereich zwischen 3000 und 6000 Hz (Abb. 3f). Beide Reviergesänge sind über einer Trägerfrequenz leicht moduliert. Kontaktrufe zwischen nahrungssuchenden Partnern entsprechen denjenigen der anderen Vertreter der Gattung *Parus* (eigene Beobachtungen) und liegen in einem Frequenzbereich von 6000 bis 8000 Hz (Abb. 3e).

Schlußfolgerungen

Da kaum etwas über die Lautäußerungen der *Parus*-Arten südlich der Sahara bekannt ist, sind weitreichende Schlußfolgerungen über phylogenetische Zusammenhänge aus bioakustischer Sicht kaum möglich. Je ein Sonagramm von Lautäußerungen von *Parus afer*, *P. albiventris*, *P. fasciiventer*, *P. fringillinus* und *P. funereus* sind in Hailman (1989: 331, fig. 3a—e) abgebildet, die folgenden Vergleiche mit Lautäußerungen von *P. fasciiventer* beziehen sich auf diese Sonagramme. Das Gesamtrepertoire der genannten Arten ist sicher deutlich größer. Von *Parus albiventris* ist kein Reviergesang, sondern ein für die gesamte Gattung charakteristischer Alarmruf abgebildet (Thielcke 1968), der deswegen für Aussagen über Verwandtschaftsverhältnisse afrikanischer Meisen nicht herangezogen werden kann. *P. afer* und *P. fringillinus* besitzen beide einen Gesangstyp, der dem Phrasentyp (Abb. 2) zuzuordnen ist. *Parus afer* besitzt keine Einleitelemente, und die Phrasenelemente sind frequenzmoduliert (mit auf- und absteigenden Schenkeln). Der abgebildete Strophentyp ist somit deutlich von *P. fasciiventer* verschieden. *P. fringillinus* besitzt Einleitelemente und Phrasenelemente mit großem Frequenzbereich. Der Aufbau der Phrase ist hier identisch mit *P. fasciiventer* (Abb. 2a, b), die Struktur der Elemente weist jedoch deutliche Unterschiede auf. Eck (1988) stellt *P. fringillinus* in die *rufiventris*-Artengruppe. Einen weiteren Strophentyp, die Elementgruppe (Abb. 3d), hat *P. fasciiventer* mit *P. funereus* gemein. Die Elemente von *P. funereus* sind jedoch deutlich länger und nicht über eine Trägerfrequenz moduliert, sondern in der Frequenz etwas abfallende Pfiffe. Die Struktur der Elemente und der Frequenzbereich zwischen 1 und 6 kHz könnten eine Anpassung an einen Biotop mit hoher Geräuschbelastung sein

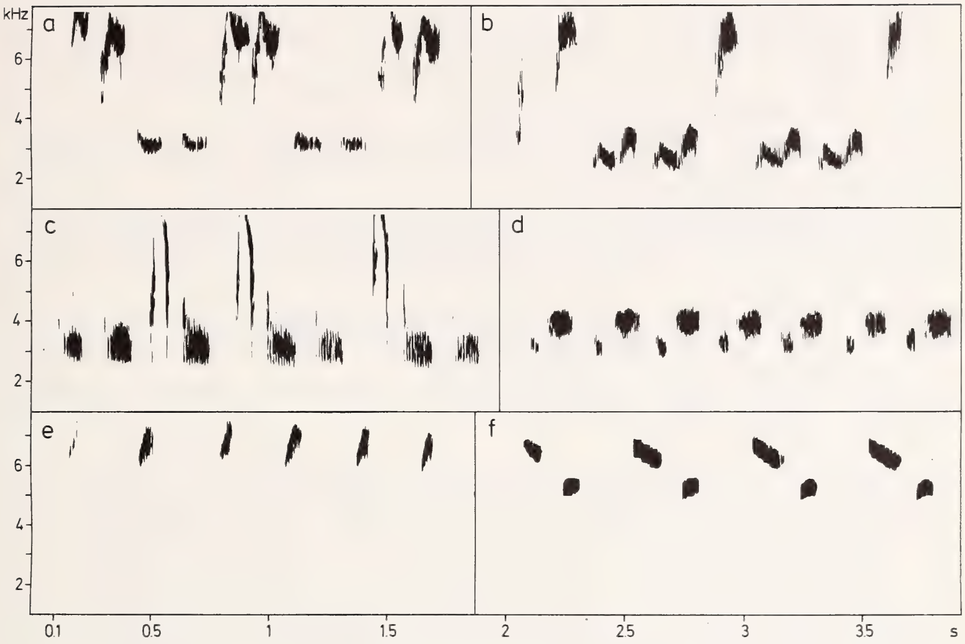


Abb. 3a—f: Lautäußerungen von *Parus fasciiventer* (a—e). — a—d) Reviergesang, aufgebaut aus Element-Gruppen, in d) *P. major* ähnlich (vgl. Abb. 3f), e) Kontaktrufe während Futtersuche, f) Reviergesang einer Kohlmeise (*Parus major*), (Deutschland). Für f abweichende Skala: oberer Frequenzbereich der hohen Elemente bei 6 kHz. — Vocalizations of *Parus fasciiventer* (a—e). — a—d) Territorial song, composed of element groups, similar to *P. major* in d) (see fig. 3f). e) contact calls while feeding, f) territorial song of *Parus major*, (Germany). Note different scale in fig. f: upper frequency range of higher elements at 6 kHz.

(Martens & Geduldig 1990, Geduldig 1992). *P. funereus* wird von Eck (1988) der *niger*-Artengruppe zugeordnet. Die Zuordnung von *P. fasciiventer* zur *major*-Gruppe (Eck 1988) läßt sich nach bisher vorliegendem akustischem Material bestätigen.

Dank

Die Untersuchung wurde aus Mitteln des Projet Carthographique Biologique de la Forêt de Gishwati gefördert. Unser Dank gilt Dr. Eberhard Fischer und Harald Hinkel, die uns den Aufenthalt in Rwanda und Zaire ermöglichten. Weiterhin sei den Mitarbeitern des Projet Frugivore (Kurt Kristensen, Chin Sun, Tim Moermond und Beth Kaplin) für ihre Gastfreundschaft und Hilfe in ornithologischen Fragen gedankt.

Literatur

Chapin, J. P. (1954): The birds of the Belgian Congo. Part 4. Bull. — Am. Mus. nat. Hist. 75B: 99—100.

Dowsett-Lemaire, F. (1990): Eco-ethology, distribution and status of Nyungwe Forest birds (Rwanda). — Tauraco Res. Report. 3: 31—85.

Dowsett-Lemaire, F. & R. J. Dowsett (1990): Zoogeography and taxonomic relationships of the forest birds of the Albertine Rift Afromontane region. — Tauraco Res. Report 3: 87—109.

Eck, S. (1988): Gesichtspunkte zur Art-Systematik der Meisen (Paridae) (Aves). — Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden 43: 101—134.

Geduldig, G. (1992): Akustische Anpassungen von Vögeln an den Lebensraum „Sturzbach" nach Untersuchungen im Himalaya und angrenzenden Gebieten. — Unveröff. Dissertation, Fachbereich Biologie, Mainz.

Gyldenstolpe, N. (1924): Zoological Results of the Swedisch expedition to Central Africa 1921. — Kungl. Svenska Vet. Handl. 1: 110—111.

Hailman, J. P. (1989): The organization of major vocalizations in the Paridae. — Wilson Bull. 101: 305—343.

Lack, D. (1971): Ecological isolation in birds. — Blackwell, Oxford & Edinburgh. 45—49.

Martens, J. & G. Geduldig (1990): Acoustic adaptations of birds living close to Himalayan torrents. — Proc. Int. DO-G Meeting: 123—131.

Thielcke, G. (1968): Gemeinsames der Gattung *Parus*. Ein bioakustischer Beitrag zur Systematik. — Vogelwelt Beih. 1: 147—164.

Brigitte Schottler, Frank Henning, Institut für Zoologie, Saarstr. 21, D-55122 Mainz.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 1—2	S. 69—122	Bonn, August 1993

Die Häufigkeitsverteilung einiger Schädelbasisvarianten im Primatenstamm

Ulrich Demmel & Rolf Ortmann

Abstract. The development of the „Trigeminus-Brücke" (that means the osseous bridging the trigeminal root) is essentially confined to Strepsirhini and Cebidae. It is closely related to the ossified tentorium cerebelli and develops in more primitive forms earlier during ontogenesis. The „Abducens-bridging", also earlier developed in primitive forms, is, beginning with Lorisiformes, the most equally distributed variation among primates. In cases where the trigeminus- and abducensbridging occur together in one species, the abducensbridging is more frequent, usually also more completely developed and appears earlier in ontogenetic stages. With exception of *Daubentonia* "Taeniae interclinoideae" are frequently developed only in Cebidae and Catarrhini. A highly variable frequency is characteristic among genera, species, and concerning Man, also between different races. There exist close positive relations with regard to prebasal angles, the occipital region („Anstellwinkel" of the occiput) and the condylon-index. The lack of taeniae in primitive forms, the quite rare perinatal development and the late postnatal appearence in all higher evolved forms is contradictory to a relation to residual parts of the primary skull basis. The idea, that cartilagineous taeniae develop regularly in the human embryo, cannot be maintained. The frequencies of the bridging-forms in the pterygoideal region, the Civini-bridgings (or Pterygospinosus-bridging) and the Hyrtl-bridgings (Foramen crotaphitico-buccinatorium or pterygo-basal-bridging) generally coincide with grand systematic groups (Cercopithecoidea: almost exclusively Hyrtl-bridgings; Lemuridae, Indriidae, *Tarsius* and Ponginae: only Civini-bridgings; Callitrichidae: no bridgings). Within the groups the bridgings do not correlate to the grade of the taxonomic relationship. The relation of metric measurements to the frequencies of the pterygoideal bridgings in Man, as has been reported to date, cannot be transferred to monkeys. The pterygoideal bridgings appear in Man and the most Catarrhini, contrasting from Lemuriformes, during late adolescence. In Cercopithecinae, where Hyrtl-bridgings occur more frequently, their ontogenetic development seems to be put back to the time of second dentition. There is no evidence of a correlation between frequency of osseous bridgings and the masticatory apparatus or sex. In order to trace back both bridging structures to the phylogenetic roots of primates or to insectivores, Civini-bridgings exist already in palaeontologic material of Omomyidae; the Hyrtl-bridging is just developed in insectivores (*Elephantulus* and *Tenrec*) and also in Tupaiidae (*Tana*). As well known, Cartilagines supracochleares (corresponding Ossicula suprapetrosa after ossification) only occur in Man. By definition they are localized basally to the trigeminus-ganglion. They always show a close neighbourhood to the border between his maxillar and mandibular part. The cartilagineous structures are found prenatally in 40—50 % of the specimens, beginning with the stage of 30 mm SSL. After ossification in perinatal time their relicts, such as ossicula suprapetrosa, are reduced to 17 % in adults.

Key words. Primates, skull, basis variations, frequencies of osseous bridgings, Cartilagines supracochleares, correlations.

Inhalt

Einleitung 70
Material und Methode 71
Befunde 75
  1 Trigeminusbrücken 75
  2 Abducensbrücken 87
  3 Ventrale Tentoriumverknöcherung 87
  4 Taeniae interclinoideae 87
  5 Brückenbildung in der Pterygoidealregion 90
  6 Cartilagines supracochleares bzw. Ossicula suprapetrosa 93
Diskussion 95
  1—3 Trigeminus- u. Abducensbrücken sowie Tentoriumverknöcherung 95
  4 Taeniae interclinoideae, ihre Korrelationen und ihre Entwicklung 101
  5 Die Brücken der Pterygoidealregion im Verhältnis zum System 109
  6 Die Cartilagines supracochleares bzw. Ossicula suprapetrosa 112
Zusammenfassung 115
Literaturverzeichnis 116

Einleitung

Die in den Befundkapiteln des Inhaltsverzeichnisses genannten Varianten der Schädelbasis sind beim Menschen seit langem gut bekannt, im größeren Primatenrahmen aber nicht systematisch untersucht. Ihre Deutung ist bis heute teils umstritten, teils als ungeklärt beiseite gelegt und vergessen. Ihre Einordnungskategorien reichten bisher von „Resten eines primären Schädelbodens", Merkmalen eines Primitivverhaltens (Theriomorphie) bis zur rein zufälligen Variantenbildung oder „Verkalkung".

Die Hoffung, biomechanische Analysen heranzuziehen, wird noch einige Geduld erfordern, ist doch gerade am Schädel wegen der vielfältigen und einander beeinflussenden, dreidimensionalen Gestaltungsfaktoren eine biomechanische Aufklärung besonders schwierig. Spannungsoptische Untersuchungen an Schädelmodellen, deren Vergleichbarkeit mit dem Original nur mehr cum grano salis möglich ist (Schädelmodell unter Weglassung des Gesichtsschädels, Demes 1985, oder unilaterales Rahmenmodell, Matthies 1987), lassen überzeugende Ergebnisse in absehbarer Zeit noch nicht erwarten.

Zur Nomenklatur oben genannter Varianten ist zu ergänzen, daß die Benennung der beiden verknöcherten Bänder nach ihren Erstautoren, des Lig. pterygo-spinosum als Civinibrücke und des Lig. crotaphitico-buccinatorium als Hyrtlbrücke erfolgt (Civini 1836, Hyrtl 1862). Die Hyrtlsche Brücke wird auch als „pterygo-basal-bridging" bezeichnet (Corruccini 1976).

Vorliegende Untersuchungen stellen die Frage, ob die Deutung dieser Varianten in evolutionsgeschichtlicher, ontogenetischer oder funktioneller Hinsicht nach derzeitigem Stand der Befunde besser als bisher begründet werden kann, bzw. zu verändern ist, liegen doch die jüngsten Bearbeitungen (Hochstetter 1940, 1942, Platzer 1957, Neiss 1961, Lang 1977) schon einige Zeit zurück.

Für den Versuch einer Neuordnung dieser Erscheinungen ist die Spezies Homo schon allein wegen der dort relativen Seltenheit der Strukturen wenig aussichtsreich, da ein sehr großes Untersuchungsgut notwendig wäre (siehe Hovelaque & Virenque 1913 oder Chouké 1946, 1947). Wenn man von Primaten ausgeht, gewinnt die Spezies Mensch eine gewisse Kontraststellung.

Es wird hier versucht, die Befundbasis der Strukturen dadurch zu erweitern, daß neben ihrer morphologischen Systematik ihr statistisches Verhalten, die Ontogenese und die Verwandtschaftsverhältnisse der verschiedenen Primatenspezies berücksichtigt werden. Wenige Seitenblicke auf die Verhältnisse bei Insektivoren und Tupaiidae mögen hilfreich sein, können aber keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben.

Die bisher unsichere Deutung resultiert aus verschiedenen Ursachen. Eine besondere Rolle spielt der Mangel an ausreichendem Untersuchungsgut mit vielen Individuen verschiedenen Alters. Selbst beim Menschen fehlen oft Befunde beim Neonaten und im Kindesalter. Die vergleichenden Angaben ermangeln neben einer ausreichenden Individuenzahl (man denke an die große Streubreite der Schädelmaße, siehe Frick 1960, Pawlik 1967, Angst 1967 u. a.), der Breitenausdehnung auf möglichst viele Arten unter Berücksichtigung deren taxonomischer Stellung, sowie ontogenetischer Befunde. Auch vorliegendes Material mit über 1200 Primatenschädeln läßt nicht überall eine befriedigende Aussage über die Häufigkeit der Erscheinungen zu. Neben der baren Feststellung der Häufigkeiten unter Berücksichtigung individueller Streubreiten wurde versucht, Korrelationen aufzuzeigen, einmal zwischen den hier abgehandelten Befundgruppen untereinander, dann aber auch zu anderen Meß-Serien und zwischen diesen untereinander. Letztere mußten zu solchem Zweck erweitert werden oder erzwangen eine gezielte Erweiterung des eigenen Materials. Der Erfolg der Ergänzung fremder Meßwerte kann begrenzt sein, da bei allem Bemühen um die gleichen Meßpunkte oder vergleichbares Material Abweichungen fast unvermeidbar sind.

Die Erfassung vieler Befunde ist hier dadurch erschwert, daß sie nicht in einer Ja-Nein-Entscheidung zu charakterisieren sind, sondern sich nur aufgrund einer Reihe mehr oder weniger kompletter Bildungen eine unterschiedlich starke Bildungstendenz erschließen läßt. Wo die Heranziehung von Feuchtmaterial unumgänglich ist, stehen nur ganz wenige Sammlungen kompetent zur Verfügung.

Alle abgehandelten Erscheinungen gehören zu den nichtmetrischen Varianten des Schädels. Jeder Versuch ihrer Deutung wird die bisher spärlichen Befunde über ihre Korrelation zu metrischen Daten (Jewett 1920, Platzer 1957, Corruccini 1974, 1976) nachprüfen und, wenn möglich, erweitern müssen.

Material und Methode

Den Befunden liegen Schädeluntersuchungen an 1220 Primaten zugrunde, darunter:

Anzahl n''	Gruppe	Genera	Spezies
140	Strepsirrhini	14	24
4	*Tarsius*	1	1
125	Cebidae	11	24
23	Callitrichidae	2	12
245	Cercopithecinae	6	23
134	Colobinae	5	16
63	Hylobatidae	2	4
486	Ponginae	3	6
1 220		44	110

an menschlichem Untersuchungsgut:
238 menschliche Schädel unbekannter Herkunft, aber offenbar eurasischen Charakters aus der Anatomie Köln und
264 Schädel aus der Institutssammlung der Anatomie Bonn.
550 Schädel der ehemals Eckerschen Sammlung im Anatomischen Institut Freiburg/Br. wurden zur Prüfung von Spezialfragen herangezogen.

1 052

Hinsichtlich der Ossicula suprapetrosa wurden
154 Präpariersaalobjekte und
20 Schädel von Neugeborenen untersucht sowie
25 Schnittserien menschlicher Embryonen und Feten im Alter zwischen der 9. und 18. Woche,
dazu Feuchtmaterial:
1 *Lemur mongoz*, ad.
1 *Hapalemur griseus*, ad.
1 *Pithecia monachus*, ad.
1 *Pithecia pithecia*, ad.
1 *Papio hamadryas*, ad
1 *Pygatrix nemaeus*, ad.
1 *Nasalis larvatus*, ad.
1 *Pan troglodytes*, ad.
1 Orang, ad.
3 Orang, neugeboren.

12

Dem Naturhistorischen Museum in Leiden, dem Institut für Taxonomie in Amsterdam, dem Museum van Midden-Africa in Tervuren, dem Museum Koenig in Bonn, sowie den Anatomischen Instituten in Bonn und Freiburg sei an dieser Stelle herzlich gedankt für ihr Entgegenkommen, die Untersuchungen auf die dort liegenden Bestände ausdehnen zu dürfen.

Am mazerierten Schädelmaterial mußten sich die Untersuchungen auf die geschlossene Schädelkapsel beschränken, da aufgesägte Schädel, jedenfalls für eine statistische Betrachtung, nicht zur Verfügung stehen. Für die Trigeminus- und Abducensbrücken, sowie für die Taeniae interclinoideae haben wir uns mit Spiegeluntersuchungen vom Foramen occipitale magnum aus geholfen. Der Weg ist auch für kleine Primatenformen gangbar, aber für eine Erfassung des Foramen carotico-clinoideum nicht brauchbar. Die Benutzung standardisierter Röntgenaufnahmen ist bei einem so großen Material weder praktisch durchführbar noch zu finanzieren.

Da alle untersuchten Erscheinungen außerhalb der Medianen liegen (Tab. 1 a—e) und beim Einzelindividuum sehr oft nach Körperseiten differieren, werden hier die Zahlenangaben nach Körperseiten (= n) gerechnet. Für die verschiedenen Varianten kann die Zahl n beim gleichen Schädel unterschiedlich sein, da die eine oder andere Region nicht optimal erhalten ist.

Als n' werden Meßserien an Spezies bezeichnet, die in die Korrelationsrechnung eingehen; als n" werden die Zahlen der untersuchten Individuen geführt.

Soweit es das Material erlaubt, werden Befunde an Jugendlichen (Milchgebiß und Zahnwechsel), Subadulten (Reste des Zahnwechsels an den hinteren Molaren) getrennt von solchen der adulten Individuen wiedergegeben, um Einblick in die postnatale Entwicklung der Erscheinungen zu gewinnen. Bei Trigeminus- und Abducensbrücken werden jeweils zwei Ausbildungsgrade in zwei Spalten getrennt registriert: vollständige oder mit enger Naht ausgestattete Brücken sowie solche, die wenigstens zu ⅔ geschlossen erscheinen. Anlagen geringeren Grades wurden zwar notiert, blieben aber im Text unberücksichtigt. In ähnlicher Weise zeigen zwei Spalten vollständige Taeniae interclinoideae und solche, die wenigstens zur Hälfte knöchern ausgebildet sind.

Allein auf Strepsirhini erstrecken sich Angaben über einen „doppelten Boden" der mittleren Schädelgrube. Dabei sind caudale Teile des Trigeminusganglions von einer von lateral hereinragenden Knochenlamelle mehr oder weniger überdeckt. Die Überdeckung kann so weit nach vorn ausgedehnt sein, daß noch der Maxillarisanteil bis zum Eintritt in das Foramen rotundum in einem tiefen Graben verläuft.

Das Auftreten von Trigeminusbrücken wird verständlicher, wenn auch Angaben über ventrale Verknöcherungen des Tentoriums vorliegen.

Für die Charakterisierung der oft im Zusammenhang mit dem primären Schädelboden genannten Cartilagines supracochleares, bzw. Ossicula suprapetrosa wird in Tab. 6 als Ergänzung zu Hochstetter (1940) ein Überblick über ihr Verhalten bei Embryonen nach 25 eigenen Schnittserien sowie nach makroskopischen Befunden bei 20 Neonaten und 154 Adulten (Feuchtpräparate) gegeben.

Die Angaben von Corruccini (1976) über die Beziehung der Hyrtlschen Brücke („Pterygobasal-bridge") zur Basion-Nasion-Länge bzw. Jochbogenbreite werden am vorliegenden Material (einschließlich des dort nicht beachteten Jochbogenquerschnittes) nachgerechnet.

Insbesondere bei Taeniae interclinoideae führte der Versuch, die große Zahl von Einzelbefunden durchschaubarer zu machen und in fremde Befundgruppen einzuordnen, zur Aufstellung einer Korrelationstabelle mit Werten der genannten Varianten und anderer Meßserien (Tab. 11 a und b). Als aussichtsreiche und nicht zu den Thema-Variationen gehörige Größen erwiesen sich:

1. Der Condylion-Index nach Schultz (1955)
   $$\frac{\text{Nasion — Condylion}}{\text{Nasion — Opisthion}} \times 100$$
   (dabei sind alle Werte auf die Ebene Nasion — Basion projiziert!)
2. Der Winkel λ der Abb. 1, der die Abweichung der Occipitalfläche von der Nasion-Basion-Fläche in der Medianen erfaßt und hier „Anstellwinkel" genannt wird.
3. Die beiden Praebasialen Winkel Pb1 und Pb2, zwischen der Gaumenebene und der Innen- bzw. Außenseite des Clivus.
4. Der Winkel ε nach Angst (1967) zwischen den beiden Clivusflächen.
5. Der Sphenobasal- oder Prae-selläre Winkel.

Den Weg zur graphischen Festlegung der bestimmenden Elemente zeigt die Abb. 1. Unter der Strecke Basion—Nasion lassen sich durch die am Schädel abgegriffenen Seitenlängen von drei Dreiecken die Punkte Pr (Prosthion), St (Staphylion) und HO (Hormion) in der Medianebene rekonstruieren. Die Linie Pr—St entspricht dem Gaumendach, bzw. dem Nasenboden. Die Strecke Ho—Ba stellt die Clivus-Außenseite dar. Die Markierung eines möglichst hochgelegenen, medianen Punktes px auf der Clivusinnenseite vom Foramen occipitale magnum aus und die Bestimmung seiner Abstände zu Basion und Hormion mit Spezialzirkeln läßt ein Dreieck bilden, dessen Seite px—Basion der Clivusinnenseite entspricht. Das zur Kreuzung mit der Clivusinnen-, bzw. -außenseite verlängerte Gaumendach ergibt die Winkel Pb1 und Pb2.

Das Dreieck Nasion—Opisthion—Condylion (auf die Mediane projiziert) läßt den „Anstellwinkel λ" bestimmen. Nur für den Sphenobasalwinkel haben wir keinen Rekonstruktionsweg am nicht aufgesägten Schädel gefunden und sind dabei auf fremde Werteangaben angewiesen. Alle anderen Maße sind am geschlossenen Schädel, teils vom Foramen occipitale magnum aus, erreichbar.

So ließ sich — getrennt für Hylobatidae und Hominoidea und (soweit erreichbar) für alle Simiae — eine Korrelationstabelle mit neun Maßserien zusammenstellen. Dabei beschränken sich alle Korrelationsrechnungen auf adulte Individuen. Die Herkunft fremder Meßwerte ist bei allen Korrelationstabellen hinter der Ziffer für n nach folgender Kürzelliste angegeben:

o	eigene Messungen	f	Fennart & Debloch 1973
a	Angst 1967	fr	Frick 1960
b	Biegert 1957	p	Pawlik 1967
bs	Bibus 1967	s	Schultz 1955
d	Dmoch 1975/76	vo	Vogel 1966.

Der Korrelationskoeffizient r wird mit dem Hewlett Packard Rechner HP-11c ermittelt und zur Ablesung des Vertrauensbereiches Hb nach David (1938) aus Sachs (1978: 328) benutzt.

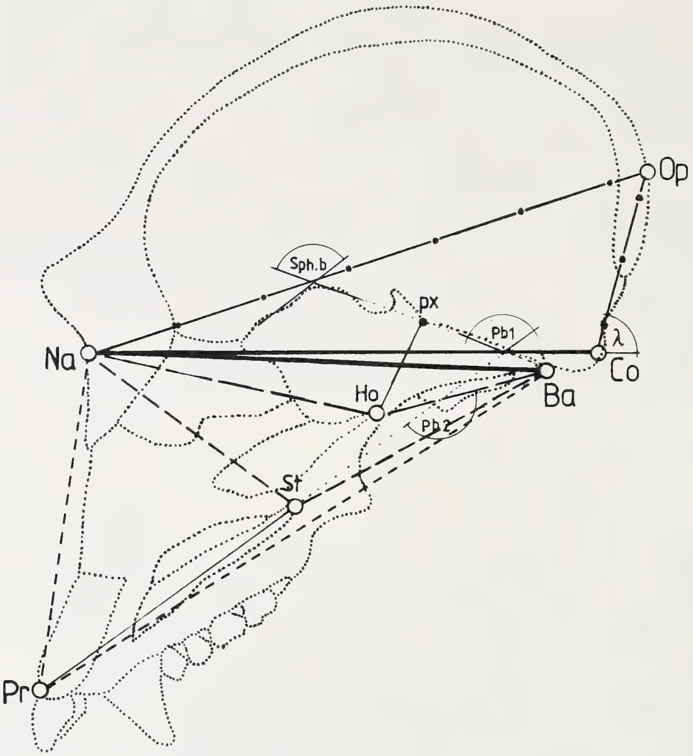


Abb. 1: Geometrische Bestimmungswege am nicht aufgesägten Schädel für die nachstehend behandelten Größen:

a) Anstellwinkel: aus dem Dreieck Nasion (Na)-Opisthion (Op)-Condylion (Co), wobei die Strecke Nasion-Condylion auf die Medianebene projiziert ist.

b) Der Praebasiale Winkel (Pb2) d. h. der Winkel zwischen der rückwärtigen Verlängerung der Strecke Prosthion (Pr)-Staphylion (St), die der Gaumenebene entspricht, und der Strecke Hormion (Ho)-Basion (Ba), die der ventralen Cliviusoberfläche entspricht, kann geometrisch unschwer aus den Dreiecken Basion-Nasion-Prosthion, Basion-Staphylion-Nasion, sowie Nasion-Hormion-Basion konstruiert werden.

c) Der Praebasiale Winkel (Pb1), d. h. der Winkel zwischen der rückwärtigen Verlängerung Prosthion-Staphylon (Gaumenebene) und der inneren Cliviustangente wird graphisch konstruiert über das Dreieck Basion, Hormion und einen Punkt px, der vom Foramen occipitale magnum aus möglichst hoch an der Mittellinie der Clivusinnenfläche markiert wird und durch seine Abstände zum Basion und Hormion mit Spezialzirkeln festgelegt wird.

Der eingetragene Sphenobasalwinkel (Sph.b.) ist am unaufgesägten Schädel nicht ohne weiteres bestimmbar und wird hier nur zur Erinnerung für den Einbau von Werten aus der Literatur verzeichnet. Der der Zeichnung zugrundeliegende Sagittalschnitt durch einen Schimpansenschädel stammt aus Angst (1967).

Hinsichtlich der Nomenklatur und des Systems folgen wir im wesentlichen dem Handbuchartikel von Fiedler (1956). Die in den Tabellen angegebenen Namen folgen den Angaben in der Literatur und in den Sammlungen. Jüngere Änderungen der Nomenklatur wurden im Text dankenswerterweise durch Herrn Dr. Peters (Museum Koenig) auf letzten Stand gebracht.

Befunde

Die Tabellen 1 a—e und die Abb. 2 geben eine Übersicht über die zu den genannten Varianten erhobenen Befunde. Die Tabellen bieten mehr an Einzelbefunden (Individuenzahl, Altersunterschiede, Vollständigkeit der Anlagen und materialbedingte Auswertungsbeschränkung) und büßen daher an Übersichtlichkeit ein.

Die Abb. 2 versucht, die Tendenz zur Entwicklung von Varianten über einheitliche Vergleichswerte für den ganzen Primatenstamm hinsichtlich der Häufigkeiten und ihrer Beziehung zum System auf einen Blick überschaubar zu machen. Auf die Werte jugendlicher Individuen wird hier verzichtet. Um auch stärkere Teilanlagen (⅔-Schluß bei Trigeminus- und Abducensbrücken, ½-Schluß der Taeniae clinoideae) zu berücksichtigen, wird dem Häufigkeitsprozentsatz der vollständigen Anlagen noch die Häufigkeit der Teilanlagen in halber Höhe hinzuaddiert (so auch in den Tab. 2 und in den Korrelationstabellen).

1 Trigeminusbrücken

Die Tendenz zur Brückenbildung über die Wurzel des N. trigeminus und über den N. abducens ist trotz engster Nachbarschaft häufig nicht konform.

Trigeminusbrücken bei Prosimia und Cebidae zeigen sich mit starker Verbreitung und mehrheitlich in vollständiger Form (Tab. 1 a und 1 b). Die Verhältnisse bei Halbaffen schließen sich an die bei Tupaiidae an, mit dem Unterschied, daß bei Lemuridae und Indriidae das Auftreten von Trigeminusbrücken fast vollständig unabhängig von evtl. vorhandenen Abducensbrücken ist, während bei Tupaia wie bei Lorisiformes und Cebidae Trigeminus- und Abducensbrücken weitgehend kombiniert erscheinen.

Bei Lemuren sind im Zusammenhang mit der Trigeminusbrücke zwei Verknöcherungserscheinungen besonders zu beachten: Einerseits eine Verknöcherung des ventralen Tentoriums und andererseits eine spezielle Form des Foramen ovale und seiner Nachbarschaft (Abb. 3).

Zur ersterwähnten Erscheinung drängt sich bei Lemuriformes der Eindruck eines Zusammenhanges einer Tentoriumverknöcherung und der Trigeminusbrücke sehr intensiv auf. Bei vielen Objekten geht die Verknöcherung von lateral unmittelbar in die Brückenanlage über oder ragt als Zipfel weit über die Trigeminuswurzel nach medial hinweg. Bei Galagidae ist dagegen die Tentoriumverknöcherung vergleichsweise schwächer, trotzdem findet sich aber die Trigeminusbrücke sehr häufig. Unter den Platyrrhini ist die Tentoriumverknöcherung nur bei Cebidae öfters zu sehen. Callitrichidae und Catarrhini zeigen seltene und kleine Tentorium-Ossifikationen.

Im zweiten Fall findet sich unter Primaten ausschließlich bei Lemuren eine besondere Verknöcherungserscheinung in unmittelbarer Nachbarschaft des Foramen ovale. Der dritte Trigeminusast verläßt nach dem Durchtritt unter der Trigeminusbrücke die mittlere Schädelgrube in so schräg nach lateral-basal verlaufendem Kanal, daß der Eindruck einer Art „doppelten Bodens" an dieser Stelle entsteht (Abb. 3). Es sieht

Tabelle 1a: Übersicht über die Häufigkeit der Varianten im Gesamtmaterial. Bezüglich der Einzelheiten siehe Kapitel „Material und Methode“ sowie ersten Abschnitt im Kapitel „Befunde“.

Strepsirrhini Lemuroidea			Trigem. br				Abduc. br				Dopp. Bod.		Ventr. Tent.		Pteryg.			
			○+◡		≧ 2/3		○+◡		≧2/3						Civin.		Hyrtl	
		n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''
Lemuridae																		
Lemur catta	sbad	2	—	4	—	4	—	4	—	4	100	2	—	2	50	4	—	4
Lemur catta	ad	10	45	20	10	20	—	20	30	20	100	18	33	18	50	18	—	20
Lemur variegatus	ad	9.5	31	19	21	19	—	19	—	19	100	14	—	19	100	19	—	19
Lemur macaco	ad	7	29	14	14	14	—	14	—	14	100	10	25	12	86	14	—	14
Lemur fulvus	sbad	1	—	2	50	2	100	2	—	2	?		?		100	2	—	2
Lemur fulvus	ad	1	100	2	—	2	—	2	100	2	?		?		50	2	—	2
Lemur mongoz	ad	1	100	2	—	2	—	2	—	2	100	2	100	2	100	2	—	2
Lemur rubiventer	juv	1	100	2	—	2	—	2	—	2	100	2	?		100	2	—	2
Hapalemur griseus	sbad	1	100	2	—	2	100	2	—	2	100	2	100	2	100	2	—	2
Hapalemur griseus	ad	8	46	15	26	15	—	15	—	15	100	10	40	10	50	16	—	16
Lepilemur mustelinus	ad	5	—	10	20	10	—	10	—	10	100	10	40	10	90	10	—	10
Cheirogaleus milii	ad	4	—	8	25	8	—	8	—	8	100	8	—	8	100	8	—	8
Phaner furciter	ad	1	—	2	50	2	—	2	—	2	100	2	50	2	100	2	—	2
Indriidae																		
Propithecus diadema	ad	3	100	3	—	3	—	3	—	3	—	6	50	4	100	6	—	6
Propithecus verreauxi	ad	2	60	3	—	4	—	4	—	4	50	4	—	4	100	2	?	
Indri	ad	2	100	4	—	4	—	4	—	4	—	4	100	4	100	4	—	4
Daubentonia	juv	2	25	4	25	4	—	4	—	4	?		100	4	100	4	—	4
Daubentinia	ad	4	—	8	—	8	—	8	—	8	25	4	62	8	100	8	—	8
Lorisoidea																		
Lorisidae																		
Loris tardigradus	ad	4	42	7	—	7	25	8	—	8	?		?		—	8	6	8
Nycticebus	ad	5	60	10	20	10	25	8	—	8	?		12	8	—	8	20	10
Arctocebus	ad	1	100	2	—	2	100	2	—	2	?		?		—	2	—	2
Perodicticus potto	ad	12	8	24	1	24	8	24	17	24	?		?		—	24	33	24
Galagidae																		
Galago alleni	ad	3	100	6	—	6	100	6	—	6	?		?		—	6	33	6
Galago senegalensis	ad	9	94	18	—	18	100	15	—	15	?		?		—	18	33	18
Galago crassicaudatus	ad	18	94	36	—	36	94	34	6	34	?		?		—	34	24	34
(Taenien 12 %, n = 24)																		
Galagoides demidovii	ad	16	87	31	9	31	92	28	7	28	?		?		33	30	—	30
Galago elegantulus	ad	2	50	4	—	4	—	4	—	4	?		?		?		?	
Galago inustus	ad	5	100	9	—	9	?		?		?		?		50	8	—	8
Haplorhini: Tarsiiformes																		
Tarsiidae																		
Tarsius	ad	4	—	8	—	8	—	8	—	8	—	8	100	8	100	8	—	6

Tabelle 1b: (Fortsetzung von 1a).

Haplorhini Platyrrhini			Trigem. br				Abduc. br				v. Ten	Taen.				Pteryg.			
			○ + ∪		≦ 2/3		○ + ∪		≦2/3			○ + ∪		∪		Civin.		Hyrtl	
		n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''
Cebidae																			
Aotes trivirgatus	ad	3	33	6	—	6	—	4	—	6	—	—	4	—	4	—	4		
Callicebus cupreus	ad	1	—	2	—	2	—	2	100	2	100	—	2	—	2	—	2		
Callicebus torquatus	ad	1	100	1	—	1	50	2	50	2	100	—	2	—	2	—	2		
Pithecia sp.	ad	2	30	3	50	4	50	4	—	4	?	—	4	—	4	50	4		
Pithecia monacha	ad	4	33	3	—	5	87	8	12	8	100	—	4	—	4	—	6		
Pithecia pithecia	ad	6	—	9	40	9	36	11	18	11	100	—	8	—	8	—	8		
Chiropotes satanas	ad	6	50	12	8	12	83	12	15	12	100	—	12	—	12	—	12		
Chiropotes albinasa	ad	2	—	4	—	4	100	4	—	4	?	—	4	—	4	—	4		
Chiropotes chiropot.	ad	3	60	6	40	5	100	6	—	6	100	—	6	—	6	—	6		
Cacajo calvus	ad	2	—	4	—	4	50	4	50	4	?	—	4	—	4	—	4		
Cacajo melanocephalus	ad	1	—	2	—	2	50	2	50	2	100	—	2	—	2	—	2		
Alouatta sp.	ad	4	25	8	—	8	—	8	25	8	?	25	8	25	8	25	8		
Alouatta belzebul	ad	2	50	4	50	4	—	4	—	4	?	—	4	50	4	—	4		
Alouatta seniculus	sbad	1	—	2	—	2	—	2	—	2	?	—	2	—	2	—	2		
Alouatta seniculus	ad	12	41	24	33	24	—	24	22	24	?	—	24	2	24	—	24		
Alouatta fusca	ad	2	100	2	—	2	—	1	50	1	?	—	4	50	4	—	4		
Alouatta palliata	sbad	1	—	2	—	2	—	2	—	2	?	—	2	—	2	—	2		
Alouatta palliata	ad	5	66	3	33	3	100	2	—	2	?	100	10	—	10	—	8		
Alouatta villosa	ad	3	—	6	66	6	—	6	33	6	?	—	6	33	6	—	6		
Saimiri sciureus	juv	1	—	2	50	2	—	2	100	2	?	—	2	—	2	—	2		
Saimiri sciureus	ad	8	—	16	—	16	42	14	28	14	?	—	16	—	16	—	16		
Saimiri bolivianus	ad	2	—	4	—	4	50	4	50	4	?	—	4	—	4	—	4		
Cebus sp.	ad	3	—	6	—	6	60	6	33	6	100	—	6	33	6	—	6		
Cebus apellus	sbad	1	—	2	—	2	—	2	100	2	—	—	2	—	2	—	2		
Cebus apellus	ad	8	6	16	—	6	62	16	37	16	100	—	16	—	16	14	16	7	16
Ateles sp.	ad	1	100	1	—	2	?	2	—	2	?	—	2	—	1	—	2		
Ateles paniscus	sbad	2	25	4	25	4	50	4	—	4	?	—	4	—	4	—	4		
Ateles paniscus	ad	15	100	29	—	29	100	30	—	30	30	32	28	53	28	—	30		
Ateles fusciceps	sbad	1	—	2	—	2	?	2	?	2	?	100	1	—	2	—	2		
Ateles geoffroy	juv	1	—	2	—	2	—	2	—	2	?	—	2	—	2	—	2		
Ateles geoffroy	sbad	3	100	6	—	6	100	6	—	6	33	—	6	33	6	—	6		
Ateles geoffroy	ad	8	100	13	—	13	100	13	—	13	?	—	10	10	10	—	10		
Lagothrix lagotricha	sbad	2	—	4	—	4	—	4	—	4	100	—	4	—	4	—	4		
Lagothrix lagotricha	ad	1	—	2	—	2	100	2	—	2	?	—	2	—	2	—	2		
Lagothrix ubericola	sbad	1	100	2	—	2	—	2	100	2	100	—	2	—	2	—	2		
Lagothrix ubericola	ad	2	100	4	—	4	75	4	—	4	100	—	4	—	4	—	4		
Lagothrix infumata	sbad	1	—	2	—	2	—	2	—	2	100	—	2	—	2	—	2		
Callimico	ad	3	—	6	100	6	60	6	30	6	—	—	6	—	6	—	6		
Callitrichidae																			
Callithrix chrysoleucos	ad	3	—	6	30	6	50	6	50	6		—	4	—	4	—	4		
Callithrix jacchus	ad	2	—	4	50	4	50	4	50	4		—	4	—	4	—	4		
Callithrix pennicillata	ad	2	—	4	50	4	50	4	50	4		—	4	—	4	—	4		
Callithrix pygmaea	ad	2	—	4	—	4	—	4	50	4		—	4	—	4	—	4		
Leontocebus rosalia	ad	1	—	2	—	2	—	2	100	2		—	2	—	2	—	2		
Leontocebus tamarin	ad	2	—	4	50	4	—	4	100	2		?		?		—	4		
Leontocebus mystax	ad	1	—	2	—	2	50	2	—	2		—	2	—	2	—	2		
Leontocebus labiatus	ad	2	—	4	—	4	—	4	50	4	?	?		?		—	4		
Leontocebus imperator	ad	2	—	4	—	4	50	4	50	4	?	—	4	—	4	—	4		
Leontocebus bicolor	ad	1	—	2	—	2	—	2	100	2	—	—	2	—	2	—	2		
Leontocebus oedipus	ad	3	—	6	—	6	33	6	66	6	?	?		?		—	2		
Leontocebus geoffroy	ad	2	—	4	—	4	100	4	—	4	?	?		?		—	4		

Tabelle 1c: (Fortsetzung von 1b).

Haplorhini			Trigem. br				Abduc. br.				Taen.				Pteryg.			
Catarrhini			○+∪		≧ 2/3		○+∪		≧2/3		○+∪		∪		Civin.		Hyrtl	
Cercopithecoidea		n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''
Cercopithecinae																		
Macaca speciosa	ad	2	—	4	—	4	—	4	100	4	—	4	—	4	—	4	100	4
Macaca fuscata	ad	3	—	6	—	6	15	6	66	6	—	6	33	6			100	6
Macaca mulatta	juv	9	—	18	—	18	—	18	22	18	—	8	11	18			89	18
Macaca mulatta	ad	10	—	16	—	16	31	16	31	16	—	10	20	10			100	12
Macaca nemestrina	juv	8	—	16	—	16	—	16	50	16	—	16	—	16			93	16
Macaca nemestrina	ad	9	—	16	—	16	18	16	—	16	—	16	25	16			100	18
Macaca irus	juv	2	—	4	—	4	—	4	100	4	—	4	—	4			100	4
Macaca irus	ad	2	—	4	—	4	—	4	—	4	—	4	—	4			100	4
Papio sphinx	ad	7	—	14	14	14	16	12	50	12	33	5	22	5			100	12
Papio leucophaeus	juv	3	—	6	—	6	—	6	—	6	—	6	—	6			100	6
Papio leucophaeus	ad	9	—	18	—	18	11	18	33	18	—	18	33	18			100	16
Papio comatus	juv	1	—	2	—	2	50	2	50	2	?	2	?	2			100	2
Papio comatus	ad	4	—	4	50	4	100	5	—	5	25	8	—	8			87	8
Papio cynocephalus	juv	3	—	6	33	6	—	6	33	6	—	6	66	6			100	6
Papio cynocephalus	sbad	2	—	4	50	4	—	4	50	4	—	4	100	4			100	4
Papio cynocephalus	ad	10	—	20	30	20	20	20	60	20	20	20	45	20			90	20
Papio doguera	sbad	3	—	6	—	6	66	6	—	6	?		?				100	6
Papio doguera	ad	16	12	32	19	32	53	32	22	32	—	9	22	9			91	32
Papio papio	sbad	3	—	6	—	6	—	6	—	6	—	6	—	6			33	6
Papio papio	ad	4	—	6	—	6	33	6	16	6	—	8	—	8			100	8
Papio hamadryas	juv	7	—	12	—	12	—	12	—	12	—	10	—	10			83	12
Papio hamadryas	sbad	3	—	6	—	6	—	6	66	6	—	2	100	2			100	6
Papio hamadryas	ad	18	—	30	6	30	23	26	7	26	—	29	7	29			80	32
Theropithecus	juv	1	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2			100	2
Theropithecus	sbad	3	—	6	—	6	—	4	50	4	—	2	—	2			100	4
Theropithecus	ad	7	—	14	—	14	14	14	70	14	—	12	—	12			100	10
Cercocebus sp.	ad	4	—	8	—	8	25	8	—	8	—	7	—	7			100	8
Cercocebus torquatus	sbad	3	—	6	—	6	75	4	25	4	—	6	—	6			66	6
Cercocebus torquatus	ad	5	—	10	—	10	—	10	40	10	—	6	—	6			80	10
Cercopithecus sp.	sbad	1	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2			100	2
Cercopithecus sp.	ad	18	—	15	—	15	6	33	78	33	14	34	9	34			100	34
Cercopithecus aethiops	juv	1	—	2	—	2	—	2	100	2	—	2	—	2			100	2
Cercopithecus aethiops	ad	11	—	22	—	22	—	22	40	22	11	18	11	18			100	22
Cercopithecus cephus	sbad	1	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2			100	2
Cercopithecus cephus	ad	9	—	18	—	18	11	16	—	16	12	17	—	17			100	18
Cercopithecus diana	ad	4	—	8	—	8	—	8	—	8	—	8	—	8			100	8
Cercopithecus l'Hoesti	ad	6	—	12	—	12	—	12	—	12	—	12	—	12			100	12
Cercopithecus mitis	ad	3	—	6	—	6	—	6	30	6	—	4	—	4	33	6	66	6
Cercopithecus mona	ad	11	—	22	—	22	—	22	—	22	14	22	4	22	9	21	100	21
Cercopithecus nictitans	ad	9	—	16	—	16	—	16	12	16	43	14	12	14			100	15
Cercopithecus talapoin	juv	1	—	2	—	2	50	2	—	2	?		?				100	2
Cercopithecus talapoin	ad	5	—	8	—	8	—	8	100	8	—	10	20	10			100	10
Erythrocebus	ad	4	—	6	—	6	—	6	—	6	25	8	12	8			75	8

Tabelle 1d: (Fortsetzung von 1c).

Haplorhini Catarrhini Cercopithecoidea			Trigem. br ○+◡		 ≧ 2/3		Abduc. br. ○+◡		 ≧2/3		Taen. ○+◡		 -◡-		Pteryg. Hyrtl	
		n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''
Colobinae																
Presbytis melalophus	juv	2	—	4	—	4	—	4	50	4	—	2	—	2	100	2
Presbytis melalophus	ad	11	—	22	—	22	35	17	41	17	14	14	—	14	80	20
Presbytis aygula	ad	12	—	16	—	16	6	16	37	16	31	19	21	19	100	22
Presbytis rubicunda	ad	7	—	10	—	10	50	8	25	8	10	10	—	10	96	14
Presbytis cristatus	sbad	1	—	2	—	2	100	2	—	2	100	2	—	2	100	2
Presbytis cristatus	ad	12	—	24	—	24	58	24	16	24	—	22	—	22	91	24
Presbytis obscurus	ad	2	—	2	—	2	100	2	—	2	50	2	—	2	100	2
Presbytis johni	juv	1	—	2	—	2	—	2	—	2	?		?		100	2
Presbytis entellus	ad	8	—	10	—	10	—	10	33	10	—	10	—	10	100	16
Pygatrix nemaeus	ad	3	—	6	—	6	—	6	50	6	—	4	—	4	100	2
Simias concolor	ad	1	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2	100	2	100	2
Nasalis larvatus	sbad	1	—	2	—	2	—	2	100	2	—	2	—	2	100	2
Nasalis larvatus	ad	12	—	22	—	22	25	20	20	20	—	14	—	14	59	22
Colobus sp.	ad	1	—	2	—	2	—	2	—	2	?		?		100	2
Colobus polycomos	ad	21	—	42	—	42	7	42	38	42	—	20	9	20	97	41
Colobus badius	ad	8	—	16	—	16	20	16	50	16	—	16	—	16	68	16
Colobus guareza caudat.	sbad	1		2	—	2	—	2	100	2	—	2	—	2	100	2
Colobus guareza caudat.	ad	6	—	12	—	12	25	12	25	12	50	2	—	2	100	12
Guareza occidentalis	juv	1	—	2	—	2	—	2	—	2	?		?		100	2
Guareza occidentalis	ad	4	—	8	—	8	—	8	25	8	?		?		100	8
Colobus angolensis	juv	4	—	8	—	8	—	8	50	8	?		?		100	8
Colobus angolensis	ad	4	—	8	—	8	25	8	50	8	?		?		75	8
Colobus verus	ad	11	—	22	—	22	—	22	36	22	?		?		90	21

Tabelle 1e: (Fortsetzung von 1d).

Haplorhini Catarrhini			Trigem. br				Abduc. br.				Taenien				Pteryg. br.			
			○+∪		≧ 2/3		○+∪		≧2/3		○+∪		Ʊ		Civin.		Hyrtl	
		n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''	%	n''
Hylobatidae																		
Symphalangus	sbad	2	—	4	—	4	25	4	—	4	—	4	—	4	—	4	—	4
Symphalangus	ad	9	—	18	—	18	16	18	28	18	—	12	—	12	22	18	—	18
Hylobates lar	sbad	5	—	10	—	10	—	10	50	10	25	8	—	8	—	10	—	10
Hylobates lar	ad	20	—	40	—	40	42	40	40	40	8	38	13	38	10	40	—	40
Hylobates agilis	ad	11	—	22	—	22	18	22	40	22	27	22	4	22	—	18	—	18
Hylobates moloch	ad	16	—	32	—	32	48	31	32	31	19	31	10	31	3	32	—	32
Hominoidea																		
Pongo	neon	3	—	6	—	6	33	6	—	6	100	6	—	6	?	?	?	?
Pongo	juv	15	—	28	—	28	7	30	63	30	27	20	—	18	7	28	—	28
Pongo	sbad	7	—	14	—	14	28	14	71	14	58	12	8	12	—	14	—	14
Pongo	ad	45	7.7	90	1	90	73	90	19	90	70	81	8	82	3	100	—	100
Gorilla g. beringei	juv	23	—	46	—	46	—	45	—	45	17	46	13	46	16	44	—	44
Gorilla g. beringei	sbad	3	—	6	—	6	—	6	16	6	—	5	40	5	16	6	—	6
Gorilla g. beringei	ad	53	2	108	—	108	14	106	21	107	46	67	17	68	34	105	—	105
Gor. g. gorilla	juv	6	—	12	—	12	—	12	—	12	—	12	—	12	—	12	—	12
Gor. g. gorilla	ad	55	—	106	—	106	19	106	40	106	—	102	10	102	2	106	—	106
Pan sp.	ad	7	—	14	—	14	7	14	43	14	—	8	25	8	14	14	—	14
Pan t. troglodytes	juv	6	—	12	—	12	—	12	16	12	—	2	—	2	—	12	—	12
Pan t. troglodytes	ad	36	3	70	—	70	20	70	31	70	4	70	8	70	1	82	—	82
Pan t. schweinfurthi	juv	23	—	44	2	44	4	44	—	44	—	40	5	40	—	44	—	44
Pan t. schweinfurthi	sbad	10	—	20	10	20	5	20	—	20	—	20	—	20	—	20	—	20
Pan t. schweinfurthi	ad	59	1	118	8	118	16	118	8	118	5	118	7	118	2	118	—	118
Pan paniscus	juv	60	—	120	—	120	4	120	22	120	4	52	—	52	7	118	—	118
Pan paniscus	sbad	21	—	42	—	42	12	42	38	42	—	28	7	28	3	28	—	28
Pan paniscus	ad	54	1	108	1	108	44	105	35	105	—	64	—	64	10	108	—	108
Homo																		
Eigenes Material	ad	238	0.2	475	0.4	475	2	472	4.2	472	3.1	474	3.6	495	3.6	495	1.0	495
Mit Zusatzmaterial nur für Taenien aus weiteren Sammlungen	ad	1052									3.7	1052						
Material n. Eggemann u. Inke 1963																		
Europ.											5.5	200						
Negride											2.8	72						
Material von Hovelaque und Virenque 1913															4.5	3602	2.1	3602
Material n. Chouké 1946/1947																		
Weiß	ad														5.0	4554	2.3	4554
Neger	ad														1.3	3874	7.0	3874

so aus, als ob der dritte Trigeminusast von lateral nach medial durch eine dünne Knochenlamelle überwachsen wäre, so daß basaler Austritt und cerebraler Eintritt des Nerven nicht unmittelbar übereinanderliegen. Die Vorstellung einer Überwachsung von lateral wird durch das distale Verhalten des zweiten Trigeminusastes unterstützt, der in unterschiedlichem Maße auch von lateral her durch eine Knochenlamelle abgedeckt wird und in einem tiefen Graben versenkt erscheint.

Die hier nur bei Lemuriformes auftretende Erscheinung erinnert stark an Strukturen, wie sie bei Hyaenidae, besonders aber bei Felidae auftreten, wo sich die Tentoriumverknöcherung weit nach ventral herabzieht, eine vollständige Trigeminusbrücke und eine Knochenleiste vorhanden ist, die sich vom ossifizierten Tentorium an der lateralen Seite des Trigeminus bis zum Boden der mittleren Schädelgrube herabzieht. Bei Canidae und Ursidae fehlt diese Leiste bei aber vorhandener Trigeminusbrücke.

Vielleicht sollte noch angefügt werden, daß in vier von fünf Tupaia-Vertretern neben Trigeminusbrücken auch Tentoriumverknöcherungen anzutreffen sind. Dagegen fehlen beide Erscheinungen im Material des Kölner Institutes bei *Echinops*, *Tenrec*, *Erinaceus* und *Crocidura*.

Auffallend ist, daß die hochspezialisierten Formen *Daubentonia* (n = 8) und *Tarsius* (n = 8) trotz deutlicher Verknöcherungen im ventralen Tentorium bei erwachsenen Stadien weder Trigeminus- noch Abducensbrücken zeigen. An zwei jugendlichen *Daubentonia*-Schädeln sind allerdings Trigeminusbrücken erkennbar.

Soweit bei Prosimiae Nahtreste an den Trigeminusbrücken vorhanden sind, liegen sie an ihrem medialen Ende. Bei unvollständigen Anlagen ist die knöcherne Begrenzung des Nervenweges lateral stets deutlicher zu erkennen (ähnliche Erscheinungen bei *Homo*).

Bei Cebidae ist der Trend zur Trigeminusbrücke sowohl in kompletter als auch in unvollständiger Form sehr stark: *Chiropotes satanas* 54 % (n = 12), *Alouatta seniculus* 57 % (n = 24), *Ateles paniscus* 100 % (n = 29), *Ateles geoffroyi* 100 % (n = 19, mit subadulten Stadien), *Lagothrix lagothricha* 100 % (n = 6, auch mit subadulten Objekten). Der Trend läuft hier fast immer parallel zu dem der Abducensbrücken. Unter Callitrichidae findet sich bei 12 untersuchten Spezies keine vollständige Trigeminusbrücke. Auch unvollständige Anlagen sind nur spärlich vorhanden.

Bei Cercopithecoidea fehlt die Trigeminusbrücke bis auf eine Anzahl von *Papio*-Arten völlig. Wo sie bei *Papio* auftritt, ist sie fast immer inkomplett. Unter 134 Individuen 16 verschiedener Spezies von Colobinae ist nicht eine einzige Trigeminusbrücke, weder komplett noch unvollständig, zu finden.

Unter Hominoidea ist allein bei *Pongo* (n = 90) eine größere Häufigkeit der Anlage mit 8 % zu beobachten. Im Kölner Feuchtmaterial konnte ein adultes weibliches Objekt in Weichteilen untersucht werden, das einen Befund beim Menschen (s. u.) besonders klar ergänzt. Bei diesem Schädel (Abb. 4) bilden mehrere kleine Knochenplatten (3—10 mm) nicht nur eine mehrfache, d. h. mehrschichtige Trigeminusbrücke, sondern auch eine Abdeckung des N. abducens und des Sinus petrosus inferior über mehrere Millimeter hinweg, wobei eine der entsprechenden Platten vom Nerven durchbohrt wird.

Beim Menschen ist die Bildung der Trigeminusbrücke sehr selten und liegt unter 1 %. Augier (1931) berichtet, daß eine vollständige Brücke am Trigeminus bis dahin nicht bekannt sei. Unter Vollständigkeit im Sinne von Augier wird offensichtlich die

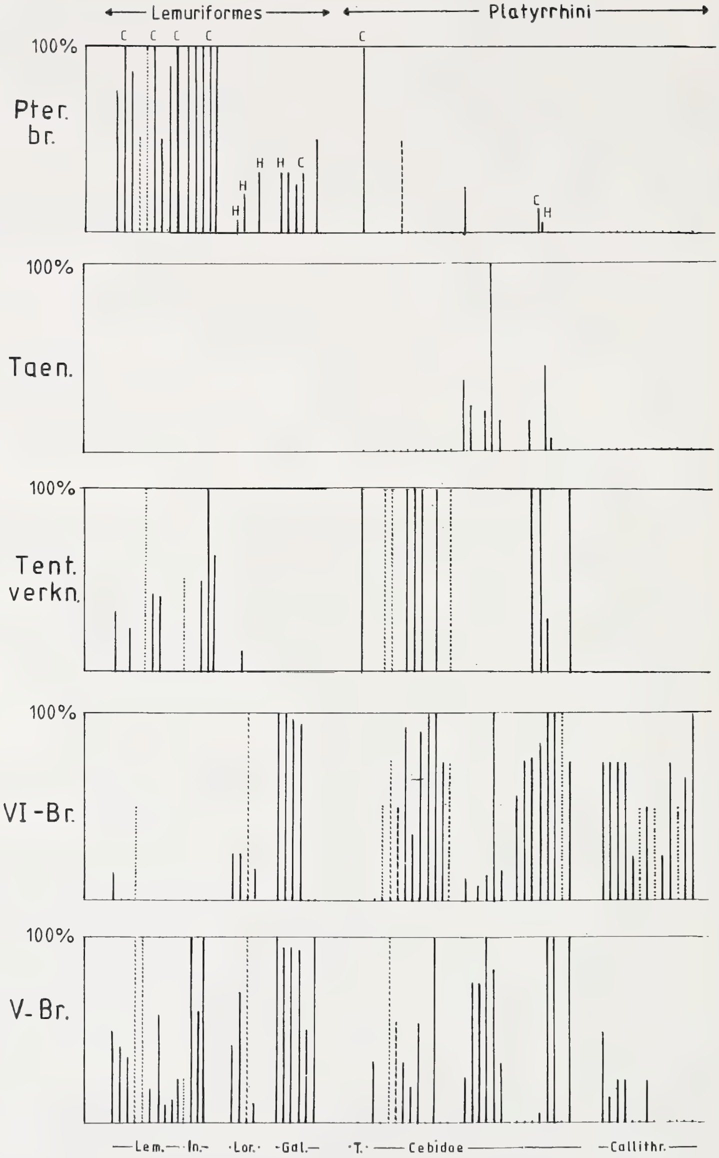
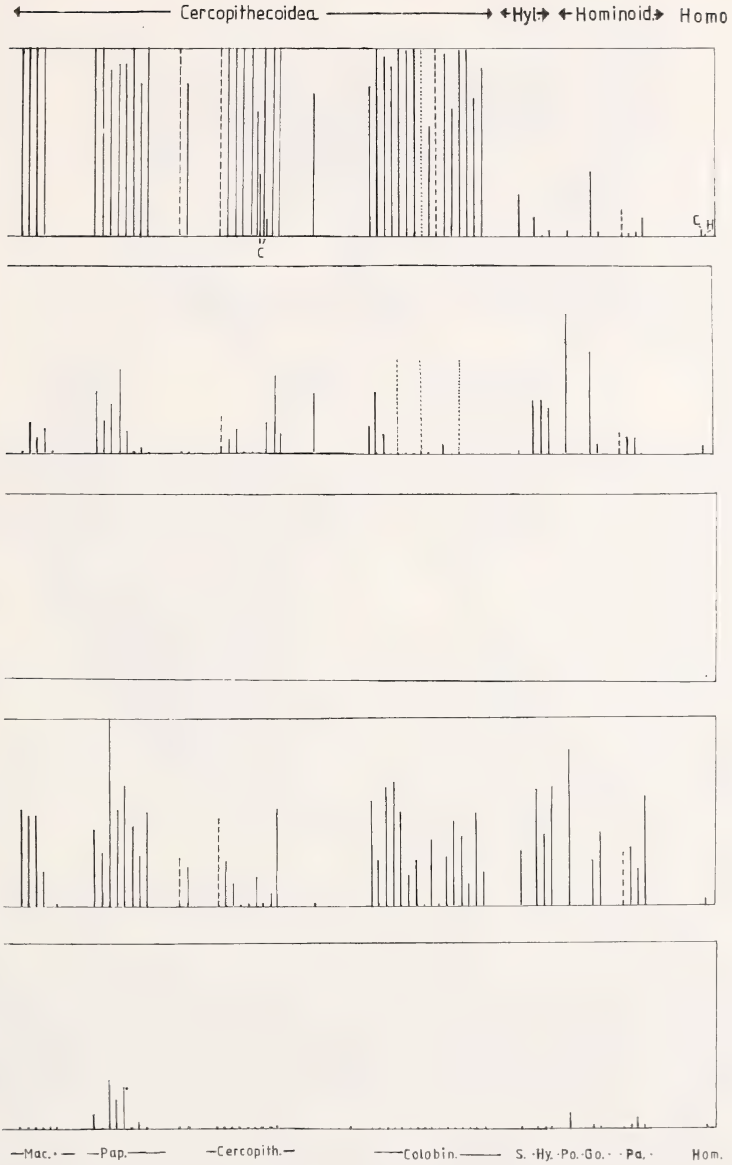


Abb. 2: Jeder Strich in den Streifen für 5 Varianten (Trigeminusbrücken, Abducensbrücken, Tentoriumverknöcherungen, Taeniae interclinoideae und Brücken der Pterygoidealregion) stellt die Häufigkeit für die Einzelspezies in der Reihenfolge des Fiedlerschen Handbuchbeitrages von 1956 dar. Punktierte Linien entsprechen Einzelindividuen, gestrichelte unspezifi-



zierten Arten. Der gerechnete Prozentsatz entspricht den vollständigen Anlagen plus der Hälfte der zu ⅔ (bei Brücken) oder ½ (bei Taeniae) geschlossenen Anlagen. Jugendliche Individuen blieben hier unberücksichtigt. C = Civinibrücken, H = Hyrtlsche Brücken.

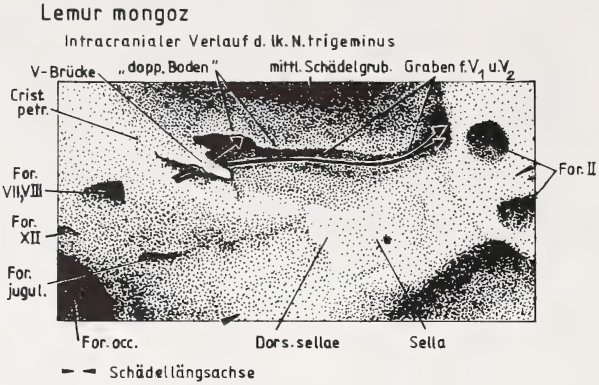


Abb. 3: Einblick in die Schädelbasis von *Lemur mongoz* zur Demonstration des Verlaufes des N. trigeminus, als Radix unter der unvollständigen Trigeminusbrücke, als den in den linken „doppelten Boden" verschwindenden 3. Ast und als die in einem tiefen, von lateral weitgehend knöchern gedeckten Graben gelegenen Äste 1 und 2. (Obj. der Kölner Institutssammlung Nr. V-XII-5.α-19).

homogene Knochenbrücke ohne Naht und unter Ausschluß der Fälle mit isolierten, ins Bindegewebe eingeschalteten Knochenspänen verstanden.

Bei den hier unter 5a und b abgebildeten Brücken vom Menschen hat auch das Objekt der Abb. 5a eine allerdings sehr geringe Nahtbildung an seiner lateralen Seite. Die laterale Lage entspricht nicht der Regel. In einem weiteren eigenen Fall (Abb. 5c) mit sehr weiter Nahtbildung liegt diese medial, so wie es auch bei dem von Lang (1977) abgebildeten Objekt zu erkennen ist.

Die Kölner Fälle von Abb. 5a und 5b zeigen ein Verhalten, das an das voraus beschriebene Objekt bei *Pongo* anschließt (Abb. 4). Die relativ kräftigen Brücken haben nach lateral eine massive und rundliche Basis an der Crista petrosa. Die mediale Basis dagegen verstreicht aus dem rundlichen Querschnittsprofil in eine zunehmend dünne, aber stark verbreiterte Knochenplatte. Diese höchstens ⅓ mm starke Platte legt sich flächig an die Hinterwand des Dorsum sellae an, bleibt aber von diesem durch einen ⅕ bis ⅓ mm weiten Spalt getrennt, der von straffem Bindegewebe erfüllt ist. Der flächige Knochenfortsatz paßt sich vollkommen der Duraüberkleidung des Clivus an. Die ganze Bildung macht auf den ersten Blick den Eindruck einer kompletten und stabilen Brücke, ist aber durch den flächenhaften Spalt nicht kontinuierlich. So gilt auch heute noch die Aussage von Augier zu Recht, daß eine wirklich ganz vollständige Trigeminusbrücke beim Menschen noch nicht gefunden wurde.

Die ontogenetische Entwicklung der Trigeminusbrücke ist nach Gruppen verschieden (Tab. 1a—e).

In dem — allerdings spärlichen — juvenilen Material von Strepsirhini und Cebidae sind im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Catarrhini Trigeminusbrücken in kompletter und unvollständiger Form gar nicht selten schon nachzuweisen (siehe *Lemur fulvus*, *Ateles paniscus*, *Ateles geoffroyi* und *Lagothrix lagothricha*). Dagegen finden

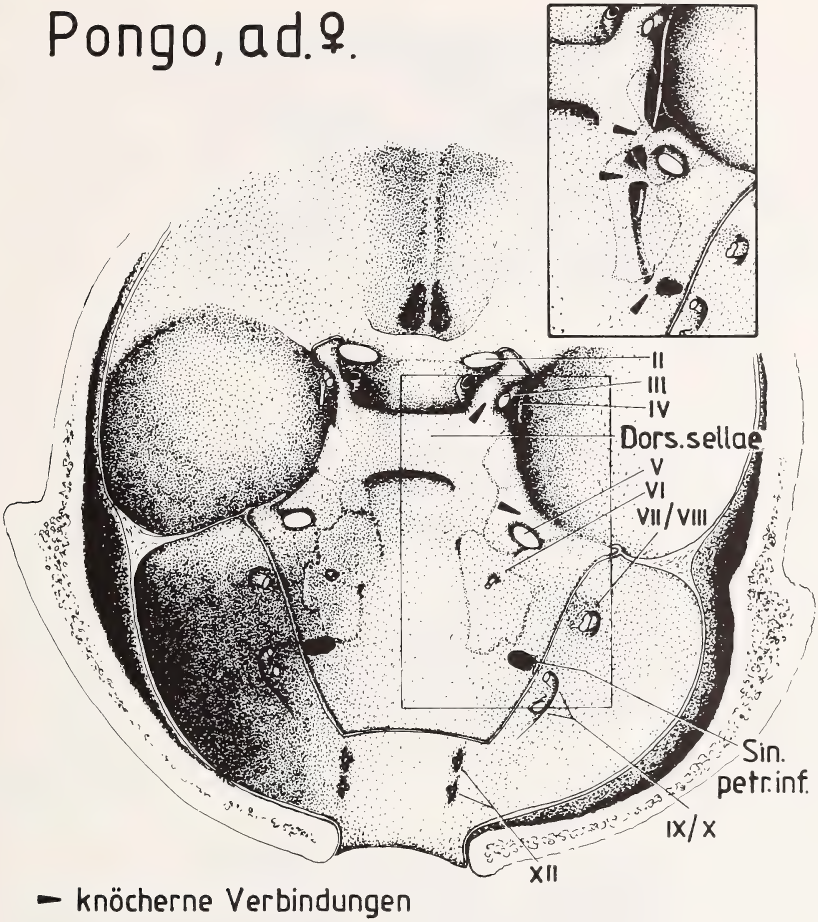


Abb. 4: Einblick in die Schädelbasis eines adulten Orang-Weibchens (Nr. 459) mit den beiderseits aus mehreren Knochenplatten zusammengesetzten Trigeminusbrücken. Die Einsatzzeichnung zeigt die Verhältnisse der Trigeminusbrücke rechts nach Ablösung von drei oberflächlichen Knochenscherben, die bindegewebig in die Umgebung eingelassen waren. Die Skizze zeigt auch die weitgehende Einbeziehung des N. abducens in diesen Überbrückungsprozeß.

sich unter Catarrhini bei 248 juvenilen oder subadulten Objekten keine vollständigen bzw. nahtförmigen Brücken, Anlagen zu Trigeminusbrücken mit ⅓-Schluß allein bei 5 jugendlichen bzw. subadulten *Cynocephalus*-Objekten. Die ohnehin sehr seltenen Brücken über die Trigeminuswurzel bei Ponginae, wie auch beim Menschen, betreffen ausschließlich adulte Individuen.

Die frühe Anlage von Trigeminusbrücken bei Lemuren und Cebiden hat eine gewisse Parallele in der frühen Bildung des „doppelten Bodens", sowie der früh erscheinenden Verknöcherungen im ventralen Tentorium.

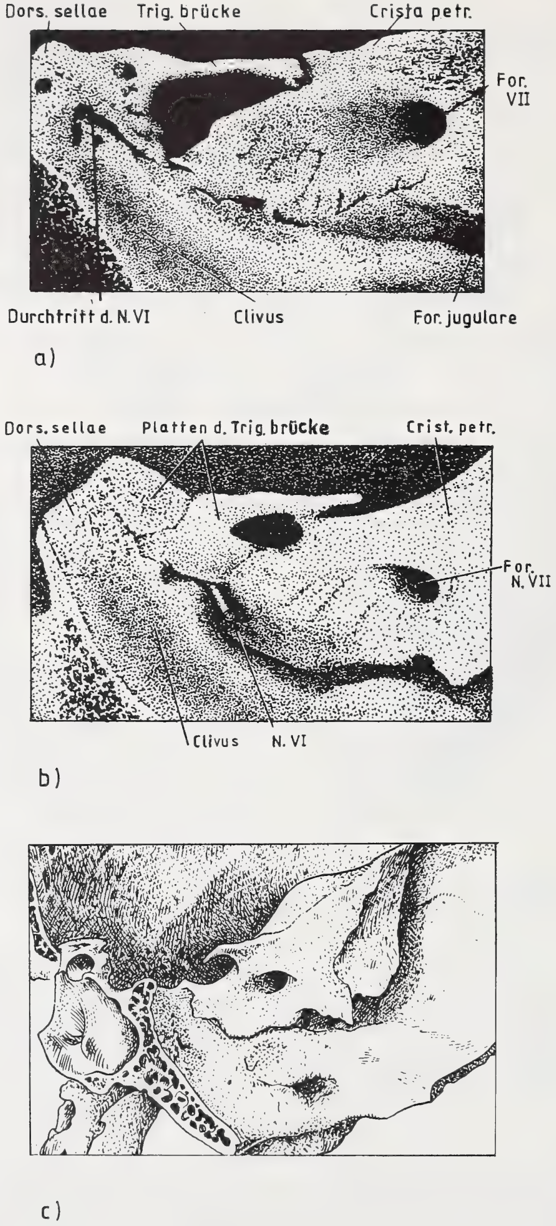

Dors. sellae
Trig. brücke
Crista petr.
For. VII
Durchtritt d. N. VI
Clivus
For. jugulare
a)
Dors. sellae
Platten d. Trig. brücke
Crist. petr.
For. N. VII
Clivus
N. VI
b)
c)

Abb. 5: Übersicht über drei verschiedene Varianten von Trigeminusbrücken beim Menschen (Objekte der Sammlung des Anatomischen Institutes Köln). a) und b) Lateral unvollständige Brücken, die nach medial in plattenartige Auflagen im Bereich des Dorsum sellae übergehen und zugleich auch den N. abducens abdecken. c) Medial unvollständige Brücke mit lateral massiver Wurzel an der crista petrosa.

2 Abducensbrücken

Die Tendenz zur Bildung von Abducensbrücken in adultem Material ist bei Platyrrhini am stärksten (Abb. 2), bei Cercopithecinae deutlich schwächer, bei Colobinae, Hylobatidae und Ponginae wieder ein wenig stärker und beim Menschen schwach. Bei allen untersuchten Indriidae (4 Spezies) und in ⅔ der Lemuridae finden sich ausschließlich Trigeminusbrücken. Auch bei *Tarsius* fehlt die Abducensbrücke offenbar (siehe auch Wünsch 1975). Unabhängig vom Vollständigkeitsgrad vorhandener Abducensbrücken ist ihre Häufigkeit bei Platyrrhini und Catarrhini stets größer als die der Trigeminusbrücken. So steht bei *Papio anubis* eine Trigeminusbrückenrate von 21 % einem Anteil von 64 % Abducensbrücken gegenüber. Entsprechende Zahlen verhalten sich bei *Pongo* wie 8 zu 74, für *Pan troglodytes* wie 3 zu 32 und für *Pan paniscus* wie 2 zu 61.

Wenn bei Platyrrhini bei ein und demselben Individuum Trigeminus- und Abducensbrücken auftreten, so ist letztere meist vollständiger.

Der bei Colobinae (n = 134) völlig fehlenden Anlage von Trigeminusbrücken entsprechen überwiegend unvollständig ausgebildete Abducensbrücken. Unter Hominoidea gilt auch für Abducensbrücken, daß eventuell vorhandene Nahtbildungen in den meisten Fällen auf der medialen Seite liegen.

Die ontogenetische Ausbildung der Abducensbrücken vollzieht sich bei Platyrrhini und Catarrhini früher als die der Trigeminusbrücken (Tab. 2). So kommen hier auch bei subadulten, ja juvenilen Objekten schon vollständige Brücken oder fortgeschrittene Anlagen vor. Bei Strepsirrhini reicht das Untersuchungsgut allenfalls für Lemuridae zu der Aussage, daß sich hier vielleicht sogar eine Reduzierung der Anlagetendenz zur erwachsenen Form hin andeutet. Bei Cercopithecoidea wird die Häufigkeit der Brückenbildung vom juvenilen oder subadulten Stadium zur adulten Form nicht nennenswert erhöht, während dies bei Cebidae und Hominoidea sehr deutlich ist (Tab. 2).

3 Ventrale Tentoriumverknöcherung

Verknöcherungen im ventralen Anteil des Tentorium cerebelli an der Crista petrosa sind bei *Homo*, Catarrhini und Callitrichidae äußerst selten, dagegen bei Lemuridae und Cebidae häufig. Es muß aber bedacht werden, daß alle nur bindegewebig mit dem Os petrosum in Verbindung stehenden Knochenteile bei der Routinemazeration verloren gehen. Sorgfältige Präparation an der Schädelbasis mit Weichteilen bei *Homo* läßt vermuten, daß solche unvollständigen Anlagen wesentlich häufiger sind, als das mazerierte Schädelmaterial erwarten läßt.

Leider reicht das Material jugendlicher Individuen bei Prosimia und Cebidae nicht aus, um halbwegs sichere Aussagen über die ontogenetische Entwicklung der Tentoriumverknöcherung zu erlauben.

4 Taeniae interclinoideae

Unter Strepsirrhini, *Tarsius* und Callitrichidae (mit insgesamt 167 Individuen) werden im vorliegenden Material bei einem einzigen Exemplar von *Galago crassicaudatus* (n = 18) beidseitig Taenien beobachtet. Der Befund spricht dafür, daß diese in den genannten Gruppen praktisch nicht auftreten.

Tabelle 2: Häufigkeitsveränderungen in den (Super)Familien vom juvenil/subadulten Stadium zum adulten Stadium.

Veränderung für	juvenil/subadult	adult
V.-brücken		
b. Lemuridae u. Indriidae	52 % (n''= 4)	53 % (n''= 13)
b. Lorisidae u. Galagidae	nicht verfügbar	75 % (n''= 10)
b. Tarsius	nicht verfügbar	0 % (n''= 1)
b. Cebidae	21 % (n''= 11)	41 % (n''= 23)
b. Callithrichidae	nicht verfügbar	7,5 % (n''= 12)
b. Cercopithecinae	2 % (n''= 17)	3 % (n''= 24)
b. Colobinae	0 % (n''= 7)	0 % (n''= 16)
b. Hominoidea	0 % (n''= 13)	2 % (n''= 10)
VI.-brücken		
b. Lemuridae u. Indriidae	40 % (n''= 5)	5 % (n''= 14)
b. Lorisidae u. Galagidae	nicht verfügbar	62 % (n''= 9)
b. Tarsius	nicht verfügbar	0 % (n''= 1)
b. Cebidae	30 % (n''= 10)	66 % (n''= 23)
b. Callithrichidae	nicht verfügbar	62 % (n''= 8)
b. Cercopithecinae	30 % (n''= 17)	30 % (n''= 24)
b. Colobinae	36 % (n''= 7)	36 % (n''= 16)
b. Hominoidea	20 % (n''= 13)	46 % (n''= 10)
Taeniae interclinoideae		
b. Prosimia u. Tarsius	fehlen	fehlen
b. Cebidae	10 % (n''= 11)	10 % (n''= 23)
b. Callithrichidae	nicht verfügbar	0 % (n''= 8)
b. Cercopithecinae	10 % (n''= 14)	14 % (n''= 24)
b. Colobinae	25 % (n''= 4)	18 % (n''= 12)
b. Hominoidea	20 % (n''= 13)	22 % (n''= 10)
Brücken in der Pterygoideusregion (C = Civini, H = Hyrtl)		
b. Lemuridae C u. Indriidae C	90 % (n''= 5)	87 % (n''= 13)
b. Lorisidae C u. H	nicht verfügbar	H 16 % (n''= 4)
u. Galagidae C u. H	nicht verfügbar	C 9 % (n''= 5)
u. Tarsius C	nicht verfügbar	C 100 % (n''= 1)
b. Cebidae C	0 % (n''= 11)	C 0,6 % (n''= 23)
b. Cebidae H	nicht vorhanden	H 0,3 % b. 1 Form
b. Callithrichidae	nicht verfügbar	0 % (n''= 12)
b. Cercopithecinae H	92 % (n''= 18)	95 % (n''= 25)
b. Colobinae H	100 % (n''= 7)	91 % (n''= 16)
b. Hominoidea C	4 % (n''= 12)	9 % (n''= 10)

Bei *Daubentonia* liegt ein Sonderfall vor. Bei allen vier untersuchten Objekten aus dem Leidener Museum ist eine massive, seitlich von der Hypophysengrube gelegene Knochenplatte zwischen Dorsum sellae und dem Processus orbitalis vorhanden, wie sie Starck 1953 und Hofer 1958 an dem Objekt aus dem Naturkundemuseum Wiesbaden beschrieben haben. Allerdings wird eine Naht-ähnliche Struktur, wie von Starck 1953 in Bild und Text angedeutet, vermißt. Durch die Untersuchung im Spiegelbild läßt sich an den Leidener Objekten nicht abklären, ob wirklich keinerlei Verbindung von der mittleren Schädelgrube zum Hypophysenraum für eine, wenn auch noch so rudimentäre Carotis interna (Zuckerkandl 1899) existiert.

Unter Cebidae sind es allein die großen Formen *Alouatta* und *Ateles*, die unter 21 untersuchten Genera häufiger Taenienanlagen zeigen. Allerdings gilt dies in beiden Fällen nur für bestimmte Spezies, wie wir das auch generell bei Catarrhini wiederfinden werden. Man vergleiche auch in Tabelle 1 b *Alouatta palliata* (100 %, n = 10) und *Alouatta seniculus* (1 %, n = 24) oder *Ateles paniscus* (58 %, n = 28) mit *Ateles geoffroyi* (5 %, n = 10).

Bei Catarrhini treten Taenien — sehr gestreut — vielfach in wesentlich größerer Häufigkeit als beim Menschen auf. Mit unvollständigen Anlagen erreichen unter Cercopithecoidea Makaken sowie *Papio leucophaeus* und *Papio anubis* etwas höhere Werte. In vollständiger Form sind größere Prozentsätze bei *Papio sphinx*, *Papio ursinus* und *Papio cynocephalus* anzutreffen. Unter den meist schwächeren Werten bei *Cercopithecus*-Arten bildet *Cercopithecus nictitans* mit 49 % (n = 14) eine Ausnahme.

Eine recht schwache Tendenz zur Taenienbildung gilt für die meisten Colobinae.

Wie bei Cercopithecoidea sind auch bei Hominoidea starke Häufigkeitsvarianten unter verwandten Formen vorhanden. *Pongo* (n = 81) ragt mit einem Wert von gut 74 % sehr stark heraus. Dann folgen — mit deutlichen Speziesunterschieden — *Gorilla g. beringei* mit 54 % (n = 67) und *Gorilla g. gorilla* mit 5 % (n = 102), sowie *Hylobates agilis* mit 29 % (n = 22), *Hylobates moloch* mit 24 % (n = 31) und *Hylobates lar* mit 14 % (n = 38).

Unter Hylobatidae und Ponginae zeigen die Formen mit größerer Taenienhäufigkeit bei adulten Objekten auch eine solche in subadulten Stadien (*Hylobates lar* und *Gorilla g. beringei*), bei *Pongo* sogar schon zu juveniler Zeit. Jedenfalls lassen die Zahlenverhältnisse erschließen, daß ein großer Teil der gebildeten Taenien in postnataler Zeit entsteht (siehe auch die Diskussison über die Verhältnisse beim Menschen).

Die divergierenden Zahlenangaben für die Taenien beim menschlichen Schädel aus den drei benutzten Sammlungen Köln, Bonn (etwa 3 %) und Freiburg (4,4 %) spiegeln ein wenig von der Literaturdiskussion über die Beziehung der Taenienhäufigkeit zur Rassenzugehörigkeit wider. Während das Köln-Bonner Material rassenmäßig als annähernd einheitlich anzusehen ist, weist die Freiburger Sammlung Schädel der verschiedensten Rassen auf.

Wie die Diskussion zeigen wird, ist nicht nur die Frage der Gesamtzahl der Taenien sehr different, sondern auch diejenige des ein- oder doppelseitigen Befundes.

Nach den in der Tabelle 3 vorgelegten Zahlen liegt hier ein Verhältnis von beidseitigen zu einseitigen Anlagen von 15 : 35, also grob gerechnet von 3 : 7 vor.

Tabelle 3: Taenienvorkommen in vorliegendem Material von Homo.

Ort	Schädel	Taenien					
		einseitig		beidseitig		ein- u. beidseit.	
Köln	238	8	(2,9 %)	—	—	8	(2,9 %)
Bonn	264	4	(1,5 %)	4	(1,5 %)	8	(3,0 %)
Freiburg	550	14	(2,5 %)	9	(1,6 %)	23	(4,1 %)
	1 052	26	(2,5 %)	13	(1,2 %)	39	(3,7 %)

5 Brückenbildungen in der Pterygoidealregion

Die Pterygoidealregion läßt bei Mensch und Primaten zwei durchweg gut unterscheidbare Bandstrukturen und deren Verknöcherungsform erkennen, das Ligamentum pterygospinosum (Civini 1835) und das Ligamentum crotaphitico-buccinatorium (Hyrtl 1862). Beim Menschen ist noch als sehr seltene Struktur das Henlesche Band (1871) zu erwähnen, das nur aufgrund seiner Lage zu Weichteilen — zwischen n. alveolaris und n. lingualis — definiert und daher vergleichend-anatomisch kaum bekannt ist.

Das verknöcherte Ligamentum pterygospinosum liegt medial unter dem Foramen ovale, verbindet ein- oder mehrfach den hinteren Rand der Lamina lateralis des Proc. pterygoideus mit der Spinagegend und läßt den Ramus pterygoideus medialis nach medial zwischen sich und der Sphenoidbasis durchtreten.

Das verknöcherte Hyrtlsche Band, das Ligamentum crotaphitico-buccinatorium oder pterygobasal-bridging, liegt unter dem lateralen Rand des Foramen ovale und erlaubt einer Reihe von motorischen und sensiblen Ästen des Ramus mandibularis, geschlossen oder in mehreren Bündeln, nach lateral in die Fossa temporalis zu ziehen.

Hinsichtlich dieser verknöcherten Bänder der Pterygoideusregion seien aus den Befunden bei Primaten folgende herausgestellt:

1. Im allgemeinen herrscht bei Primaten eine Ausschließlichkeit der beiden Brückenformen, entweder liegen Civinibrücken oder Hyrtlsche Verknöcherungen vor. Die seltenen Ausnahmen mit Vertretung beider Brückenformen innerhalb einer Spezies finden sich
   bei *Galagoides demidoff* und *Galago inustus* (zwei Spezies unter 22 untersuchten Lemuriformes),
   bei *Cebus apella* (1 Spezies unter 25 Cebidae),
   bei *Cercopithecus mitis* und *C. mona* (2 Spezies unter 24 Cercopithecoidea) und
   bei *Homo* sehr selten (unter 1/1000) als einzige Form unter Hominoidea.
2. Ausschließlich Civinibrücken finden sich bei Lemuriformes, fast allen Cebidae und allen Hominoidea (außer *Homo*).
3. Die Häufigkeitsdifferenzen der Civinibrücken können sowohl innerhalb von Großgruppen als auch bei nahe verwandten Formen sehr stark sein. Das gilt für Lemuriformes mit etwa 85 %, für *Tarsius* mit 100 % im Gegensatz zu Cebidae mit 3 %. Unter nahe verwandten Formen stehen sich gegenüber:
   Symphalangus mit 22 % (n = 24) und *Hylobates* mit 0 % (n = 18), *Gorilla g. beringei* mit 34 % (n = 105) und *G. g. gorilla* mit 2 % (n = 108).
   Pan troglodytes schweinfurthii mit 2 % (n = 118) und *Pan paniscus* mit 10 % (n = 108).
4. Die verschiedenen Häufigkeiten innerhalb der Großgruppen lassen sich nicht nach dem Verwandtschaftsgrad ordnen.
5. Formen mit hoher Häufigkeit der Civinibrücken zeigen eine ontogenetisch frühere Anlage, sowohl bei Lemuriformes als auch bei Ponginae.
6. Fast ausschließlich Hyrtlsche Brücken zeigen Lorisidae und Cercopithecoidea mit großen Häufigkeiten. Auch hier ist mit größerem Vorkommen meist die ontogene-

tisch frühere Anlage verbunden (bei Cercopithecoidea schon vor dem Zahnwechsel).

7. Beide Verknöcherungsformen werden bei Cebidae selten, bei Callitrichidae (12 Spezies) gar nicht gefunden.
8. Die Zahl der untersuchten Individuuen von verwandten Spezies mit sehr unterschiedlicher Häufigkeit schließt einen Zweifel an diesen eklatanten Differenzen aus.

Für den Menschen hat Corruccini (1976) angegeben, daß bei Hyrtlbrückenträgern die Jochbogenbreite geringer und die Strecke Basion—Nasion größer als bei Kontrollen sein sollen. Der deutliche Kontrast häufiger Hyrtlbrücken bei Cercopithecoidea zu ihrer Seltenheit bei Hominoidea veranlaßt daher die Prüfung, ob sich im Verhältnis der Basion-Nasion-Länge und der Jochbogenbreite ein entsprechender Gegensatz zwischen den beiden Gruppen ergibt. Nach den Werten, die Schultz (1962) und Vogel (1966) angeben, verhalten sich die beiden Strecken nicht entsprechend den Häufigkeiten der Hyrtlschen Brücken.

Die ontogenetische Änderung vom jugendlichen zum adulten Stadium (Tab. 2) zeigt, daß die Civinibrücke bei Lemuridae und Indriidae in der Jugend schon in gleicher Häufigkeit angelegt ist wie im adulten Stadium. Für Cercopithecinae gilt das gleiche für die Hyrtlbrücke. Unsere Zahlen für Colobinae reichen nicht aus, um eine angedeutete Rückbildungstendenz wahrscheinlich zu machen, schließen sie aber auch nicht aus. Die Civinibrücke der Hominoidea wird wenigstens zur Hälfte erst in später Jugendzeit gebildet, während bei *Homo* vor dieser Zeit noch keinerlei Brückenstruktur in der Pterygoidealregion gefunden wird.

Für alle drei Bänder sind beim Menschen auch entsprechende Ersatzstrukturen aus Knochen- oder Muskelmaterial bekannt (Eisler 1912, Ortmann 1980). Darauf beruht die Hypothese, daß spezielle Muskelbündel des m. pterygoideus lateralis die Primärstrukturen darstellen, die sekundär in Bandmaterial oder Knochenverbindungen umgewandelt werden könnten (James et al. 1980).

Die knöchernen Varianten der Bänder haben in der anatomischen Systematik am mazerierten Schädel und im klinischen Schrifttum am Röntgenbild Beachtung gefunden. Der Verknöcherung des Hyrtlschen Bandes (auch pterygobasal-bridging genannt) kommt klinisch eine gewisse Bedeutung als Hemmnis bei der therapeutischen Injektion des erkrankten Trigeminusganglions am Foramen ovale zu (de Froe 1935, Dietrich 1959, Etter 1970). Die Unterscheidung der verknöcherten Civini- und Hyrtlbänder ist am Röntgenbild schwierig, am Skelett im allgemeinen sicher zu klären.

Für die großen Häufigkeitsdifferenzen in den Angaben über die Bandverbindungen beim Menschen (Tab. 4) mit Unterschieden für das knöcherne Civiniband zwischen 0,5 % (Iwata 1930, Corruccini 1974) und 5,9 % (Roth 1883), für das knöcherne Hyrtlband zwischen 0,6 % (Hyrtl 1862, Akabori 1933) und 12,8 % (Chouké 1946/47) haben die Untersuchungen von Chouké an mehreren tausend Schädeln zumindest einen wesentlichen Faktor, nämlich Unterschiede nach Rassenzugehörigkeit, nachweisen können. Die Civinibrücke tritt bei der weißen Rasse mit 7—11 % wesentlich häufiger auf als bei Negriden mit 2—3 %. Umgekehrt ist die Hyrtlsche Brücke bei Negriden mit 12—13 % öfter zu beobachten als bei der weißen Bevölkerung mit 2—7 % (Tab. 4).

Tabelle 4: Brücken der Pterygoideusregion nach der Literatur.

Population	Quelle	% Civini	n"	% Hyrtl	n"
Europäer	Roth, 1883	5,9	217	—	—
	Le Double, 1903	4,5	1 941	1,2	1 528
Weiße	Grosse, 1893	2,6	1 000	1,4	1 000
	Hovelaque et Virenque, 1913	4,5	3 602	2,1	3 602
	Chouké, 1946				
	Washington Coll.	10,7	682	7,0	682
	Cleveland Coll.	7,7	1 595	2,7	1 595
Neger	Roth, 1883	14	7	—	—
	Chouké, 1946				
	Washington Coll.	2,8	682	12,8	682
	Cleveland Coll.	1,9	1 074	11,7	1 074
	Corruccini, 1974	0,5	182	7,1	182
Neger (afr.-americ.)	Ossenberg, 1976	2	?	3,2	?
Japaner (Kanazawa)	Iwata, 1930	0,5	425	1,6	425
Japaner (Kyoto)	Akabori, 1933	2,2	413	0,7	413
Nordchinesen	Wood-Jones, 1934	9	?	—	—
Eskimo	Ossenberg, 1976	3—9	451	0—6	451
American Indian	Ossenberg, 1976	5—15	366	2—7	366
Caucasian	Corruccini, 1974	5,4	139	3,6	139
Hawaian Skulls (Polyn.?)	Wood-Jones, 1931	8,0	100	—	—

Eigene Untersuchungen an der Eckerschen Schädelsammlung in Freiburg ergeben, daß von 13 Hyrtlschen Brücken an 550 Schädeln 12 (= 2,7 %) aus dem nichteuropäischen Raum stammen und darunter wieder 40 % aus dem Verbreitungsgebiet der negriden Rasse. Im europäischen Anteil der Sammlung sind 1 % Hyrtlsche Brücken vertreten.

Andererseits erreichen die 11 beobachteten Civinibrücken bei der Gesamtzahl von 550 Schädeln 2 %, bei den nichteuropäischen Cranien 1 % und bei Europäern 6,6 %.

Da aber auch innerhalb geschlossener Rassenkollektive die Häufigkeitsunterschiede noch sehr groß sind, muß an weitere Faktoren gedacht werden.

Hinsichtlich der ontogenetischen Entstehungszeit zeigen beim Menschen sowohl Schädeluntersuchungen wie auch Röntgenbilder, daß die Bandverknöcherungen kaum vor der zweiten Lebensdekade auftreten. Der früheste Befund ergab sich in der Eckerschen Sammlung an einem Schädel aus Spanien, bei dem sich der Zahnwechsel auf M1 und I1 beschränkt und ein Alter von 6—8 Jahren geschätzt wird. Hier ließen sich eine Hyrtlsche Brücke links und paarige Civinibrücken beobachten. In der Literatur liegt der früheste Nachweis der Civiniverknöcherung bei 12 Jahren (♀, von Brunn 1891), bzw. bei 21 und 23 Jahren (Chouké 1946/47).

In fetaler Zeit, bei 80 bzw. 120 mm SSL, sind nach James et al. 1980 selbst die Bandstrukturen noch kaum ausgeprägt und Verknöcherungserscheinungen nicht zu erwarten.

Alle diese Befunde beim Menschen sind bei der Ausdeutung vergleichend-anatomischen Materials im Auge zu behalten.

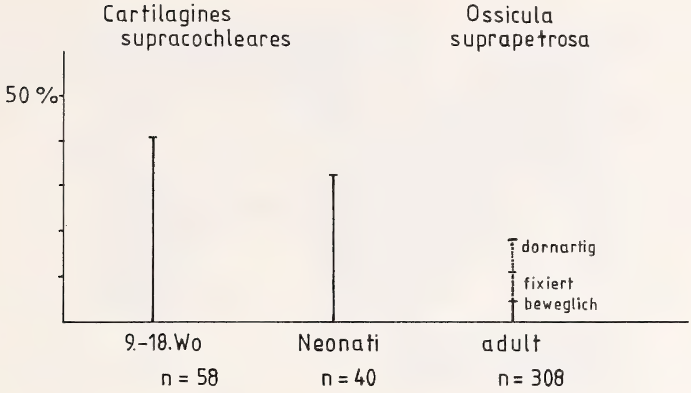


Abb. 6: Häufigkeit von Cartilagines supracochleares, bzw. von Ossicula suprapetrosa bei embryonalen, neonatalen und adulten Objekten (n entspricht einzelnen Körperseiten).

6 Cartilagines supracochleares bzw. Ossicula suprapetrosa

Die Cartilagines supracochleares gehören zu den Varianten der mittleren Schädelgrube, die mit dem primären Schädelboden in Verbindung gebracht werden. Ihre erste Erscheinung findet sich beim Menschen in der 9. Woche, am Material von Hochstetter (1940, n = 226) mit 21,4 mm SSL und im vorliegenden Material (n = 58) mit 19,8 mm SSL. Ihre Reste werden bis ins hohe Alter (hier 94 J.) gefunden. Cartilagines supracochleares können einseitig und doppelseitig auftreten (Tab. 5—7).

Bei fetalen Objekten läßt sich ihre Häufigkeit bei Hochstetter mit 45 %, hier mit 40,8 % bestimmen. Bei den von uns untersuchten Neonati (n = 40) liegt die Häufigkeit von 32 % vor. Bei Erwachsenen (n = 308) wurden beobachtet:

beweglich	4,2 %
fixiert	6,8 %
dornartig	6,8 %
	17,8 %.

Daraus wäre zu schließen, daß sich die Häufigkeit der Anlage von der 10. Fetalwoche bis zum Erwachsenen auf knapp weniger als die Hälfte reduziert (Abb. 6).

Ihre Größenausdehnung beginnt bei etwa 25 mm SSL mit 50—100 μm. Das Wachstum scheint individuell sehr unterschiedlich zu sein. An Objekten zwischen 100 und 145 mm SSL werden Größen bis zu 690 μm gefunden. Bei Neugeborenen (Abb. 7a) liegen die Größen zwischen 1500 und 2000 μm. Gut erhaltene Reste beim Erwachsenen erreichen Durchmesser von 2500 μm (Abb. 7b).

Die Fixation der zunächst rundlichen Elemente ist im Laufe des Lebens unterschiedlich. Im Fetalleben sind sie bei ihrer Einschaltung ins lockere Bindegewebe immer als beweglich anzusehen. Die Verschieblichkeit bleibt beim größten Teil der Fälle bis zur Geburt erhalten. Nur ein Objekt unter 40 wurde fixiert angetroffen.

Oben genannte Häufigkeiten am adulten Schädel stimmen gut mit der von Currarino & Weinberg (1974) angegebenen Schätzung von 10 % überein. In 6,8 % der Fälle

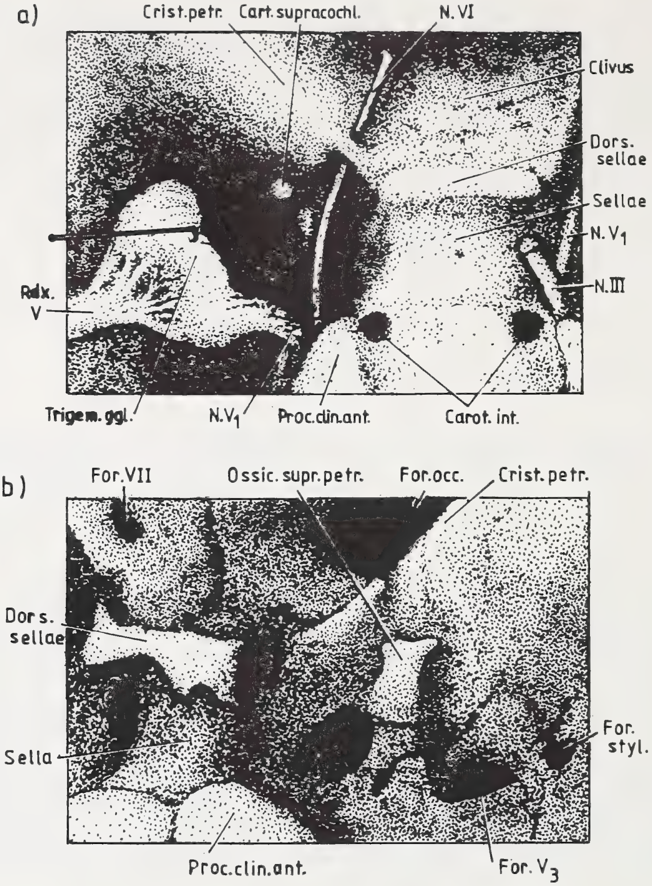

a)
Crist.petr.
Cart.supracochl.
N.VI
Clivus
Dors. sellae
Sellae
N.V$_1$
N.III
Rdx. V
Trigem.ggl.
N.V$_1$
Proc.clin.ant.
Carot. int.
b)
For.VII
Ossic.supr.petr.
For.occ.
Crist.petr.
Dors. sellae
Sella
For. styl.
Proc.clin.ant.
For. V$_3$

Abb. 7: a) Lage einer rechtsseitigen Cartilago supracochlearis beim Neonatus, freigelegt durch Verziehen des Trigeminusganglion nach frontal/lateral. Die Lage der Cartilago entspricht der Einstichstelle der Nadel an der Grenze von mandibularem und maxillaren Teil des Ganglions. b) Linkes, an der Vorderseite des Os petrosum fixiertes Ossiculum suprapetrosum beim Adulten. Auch hier zeigt sich die Lage an der medialen Grenze des mandibulären Ganglionteiles, was an der Gestaltung der Impressio trigemini deutlich erkennbar ist.

liegt eine dornartige Struktur vor, die in den oberen Rand des Ganglion semilunare, meist an der Grenze der Radix motorica, hineinragt und sich teilweise als feines Band fortsetzt.

Die Innenstruktur der Elemente zeigt in der Fetalzeit hyalinen Knorpel, beim Neonaten lassen sich Übergänge in Knochengewebe mit deutlichen Howshipschen Lakunen erkennen.

Bei Primaten ist weder an embryologischem noch adultem Material etwas über Cartilagines oder Ossicula bekannt. Entsprechende Untersuchungen haben nur Sinn, wenn sie an Feuchtmaterial vorgenommen werden. Das Kölner Institut bot dazu

Tabelle 5: Tabellarische Übersicht über den Abstand von Petrosum und Proc. alicochlearis, sowie die Größenverhältnisse der Cartilagines supracochleares im eigenen Schnittserienmaterial von Homo im Alter zwischen der 8. und 18. Woche.

Serien-Nr.	Alter in Wochen	SSL	Commissura alicochlearis bzw. Abstand in µ zwischen Petrosum und Proc. alicochlearis		Cartilagines supr.cochlear. Größe in µ als Mittelwert zw. Höhe u. Breite bzw. Höhe u. Länge	
3 855	?	22.1	80	100	—	—
3 856	8.	21.5	120	60	—	—
4 810	8.—9.	20.8	+ (blast.) +		—	—
4 297	8.—9.	21.6	90	60	—	—
4 725	9.	19.8	30	50	42	135
4 736	9.—10.	24.7	+ (blast.) +		—	—
4 295	?	25.2	180	120	—	—
4 319a	10.	33.6	210	90	125	110
4 754	10.	36	30	75	—	—
4 755	10.	36.1	+	+	315	345
4 752	10.	26.6	50	90	—	—
4 302	9.—10.?	?	50	100	—	115
4 751	10.	27.3	150	180	—	—
4 737	10.	28	50	50	190	155
1 000	?	29	54	48	125	—
4 757	10.—11.	30	60	60	—	—
4 320	?	31.2	50	35	—	—
4 783	11.	31	420	330	100	100
4 801	11.	39	80	+	—	—
4 760	11.	46	240	210	—	40
4 941	11.—12.	47.5	60	30	387	400
4 742	11.—12.	51	210	180	—	—
XIIb	?	47	60	90	—	—
4 931	12.	51.8	90	45	—	—
4 858	13.	75.2	130	90	—	340
4 826	14.	87.8	480	480	305	565
4 860		104	150	180	—	—
4 832	18.	145	690	300	470	435

Gelegenheit. Bei keinem der 12 Objekte, weder neonaten noch adulten, ist irgendeine Spur von entsprechenden Knorpel- oder Knochenelementen zu finden.

Diskussion

1—3 Trigeminus- und Abducensbrücken sowie Tentoriumverknöcherung

Tab. 1 und Abb. 2 erlauben die Aussage, daß im Primatenstamm die Trigeminusbrücken wie auch die Knochenbildungen im ventralen Tentorium Erscheinungen der mehr ursprünglichen Formen sind und im wesentlichen mit den Cebidae ihr Ende finden. Wo unter Callitrichidae oder im Genus *Papio* noch Trigeminusbrücken vorhanden sind, erreichen sie (außer bei *Papio anubis*) nur eine unvollständige Ausbildung.

Tabelle 6: Befunde der Literatur hinsichtlich der Cartilagines supracochleares (bzw. Ossicula suprapetrosa) der Commissura alicochlearis und der Taeniae interclinoideae in der Entwicklung von Homo. R: plast. Rekonstr., G: graph. Rekonsstr., S: Schnittserienbefunde, Rö: Röntgenbefunde, M: Makroskop. Befunde, ⧺: fast regelmäßig.

Homo 20 mm — 5 Jahre	SSL mm	Autoren	Technik s. o.	Cartil. supracochl.	Comm. alicochl.	Taenien
	20	Kernan 1916	R	— —	—	— —
	21	Lewis 1920	R	— —	— —	— —
	21	Hochstetter 1940	S	? ?	— —	+ —
	21	Fischer 1903	?	? ?	? ?	+ +
	28	Levi 1900	R	— —	— —	— —
	29,2	Hochstetter 1940	S	— —	+ +	— —
	?	Gaupp 1902	?	? ?	? ?	+ +
	30,0	Fawcett 1910 a, b	R	? ?	+ +	— —
10 Embryonen	27—32	Müller u. O'Rahilly 1980	G		66 %	— —
	30	Jacoby 1894	R	— —	+ +	— —
(nach Reinbach)	30	Macklin 1921	R	+ +	— —	— —
	34	Youssef 1964	R	— —	+ +	+ +
	40	Macklin 1914	R	+ +	— —	— —
	49	Hauschild 1937	R	— —	— —	— —
	50	Hauschild 1937	R	— —	— —	— —
	32	Bersch u. Reinbach 1970	R	— —	— —	—
	59	Hochstetter 1940	S	— —	+ +	— —
	80	Grube u. Reinbach 1976	R	+ +	— —	— —
	80	Hertwig 1906	R	— —	— —	— —
	81	James et al. 1980	S	? ?	— —	? ?
	93	Reinbach 1963	R	— —	— —	— —
	110	Fawcett 1910	S	? ?	— —	? ?
	120	James et al. 1980	S	? ?	— —	? ?
	180	Kollmann 1907	R	— —	? ?	— —
Neonati, 10 Obj.		Lang 1977	M	⧺ ⧺		1/10
Neonati, ? Obj.		v. Spee 1896	?			⧺ ⧺
3. Monat		Currarino 1974	Rö	+ +		
8. Monat		Redlich 1963	M	+ +		
10. Monat		Currarino 1974	Rö	+ +		
2 Jahre		Currarino 1974	Rö	+ +		
2,5 Jahre		Redlich 1963	M	+ +		
3 Jahre		Redlich 1963	M	— +		
3,5 Jahre		Redlich 1963	M	+ +		
4 Jahre		Currarino 1974	Rö	+ +		
5 Jahre		Redlich 1963	M	+ +		

Obwohl eine formale Korrelation von Trigeminusbrücken und Tentoriumverknöcherungen nicht festzustellen ist, sprechen folgende Befunde für einen relativ engen Zusammenhang:

1. Die weitgehend gemeinsame Erscheinung dessen, was wir einen „doppelten Boden" der mittleren Schädelgrube bei Lemuriformes genannt haben.
2. Die bei fast allen Formen, bis zum Menschen herauf, lateral stärkere Brückenwurzel.
3. Die Zusammensetzung des medialen Brückenanteiles aus flachen Knochenscherben bei *Pongo* und *Homo* (Abb. 4 und 5).
4. Der Anschluß der Lemuridenbefunde an diejenigen bei *Tupaia*.

Die positive formale Korrelation zwischen Abducens- und Trigeminusbrücken bei

Tabelle 7: Befunde der Literatur hinsichtlich der Cartilagines supracochleares (bzw. Ossicula suprapetrosa) der Commissura alicochlearis und der Taeniae interclinoideae in der Entwicklung von Primaten. R: plast. Rekonstr., Gr: graph. Rekonstr., S: Schnittserienbefund, ○: Aufhellung, R: Röntgenbefund, M: makroskop. Befunde. ><: nahe Berührung, +: eher Restknorpel, siehe Text.

Primates	SSL mm	Schäd. länge mm	Autoren	Technik s. o.	Cartil. supracochl.	Comm. alicochl.	Taenien
Insectivora							
Tenrec	23,5		Leimgruber 1939	R	— —	+ +	— —
Setifer	20,4		Roux 1947	Gr	— —	+ +	— —
Chrysochloris	28,0		Roux 1947	Gr	— —	— —	— —
Erinaceus	19,0		Fawcett 1918	R	— —	+ +	— —
Suncus	?		Roux 1947	Gr	— —	+ +	— —
Talpa	27,3		Fischer 1901	R	— —	+ +	— —
Elephantulus	17,0		Roux 1947	Gr	— —	+ +	— —
Myotis capaccinii	10,0		Frick 1954	R	— —	+ +	— —
Myotis myotis	18,0		Frick 1954	R	— —	+ +	— —
Miniopterus schreibersii	17,0		Fawcett 1919	R	— —	+ +	— —
Rhinolophus rouxii	15,0		Sitt 1943	R	— —	+ +	— —
Pteropus semindus	15,0		Starck 1943	R	— —	+ +	— —
Tupaiiformes							
Tupaia javanica	20,0		Henckel 1928 a	R	— —	+ +	? ?
Tupaia belangeri	15,0	8	Spatz 1964	R	— —	+ +	— —
Tupaia belangeri	37,0		Zeller 1983	R	(+) (+)	+ +	— —
Tupaia belangeri	59,0	25	Spatz 1964	R	(+) (+)	+ +	— —
Strepsirhini							
Lemuridae							
Microcebus murinus	13,2		Bähler	R	— —	+ +	— —
Lemur catta	25,0		Henckel 1928 b	S	? ?	+ +	? ?
Indriidae							
Avahi laniger	39,0	17	Frei 1938	R	— —	— —	— —
Propithecus sp.		26	Starck 1962	R	— —	+ +	— —
Lorisidae							
Nycticebus cougang	30,0		Henckel 1927	R	— —	— —	— —
Loris tardigradus	22,0		Ramaswami 1957	○	— —	— —	— —
Loris tardigradus	27,0		Ramaswami 1957	○	— —	— —	— —
Galago senegalensis	19,0		Kanagasuntheran 1962	R	? ?	— —	? ?
Tarsiiformes							
Tarsius sp. ält. Keiml.			Hochstetter 1940	S	? ?	? ?	— —
Tarsius b. bancanus	24		Fischer 1905, Henckell 1927	R	— (+)	— +	— —
Tarsius b. bancanus	55		Wünsch 1975	R	— —	? ?	⅔ ⅔
Platyrhini							
Callithrichidae							
Callithrix jacchus	20.0	7,5	Simon 1981	R	— —	— —	— —
Saguinus tamarin	58,0	25	Müller 1981	R	— —	— —	— —
Cebidae							
Saimiri sciureus	24		Henckel 1928 b	R	— —	— —	— —
Aotus trivirgatus	25,5		Starck (unpubl.)	R	— —	— —	— —
Aotus trivirgatus	76,0		Starck (unpubl.)	R	— —	— —	— —
Pithecia monacha		29	Tobias (unpubl.)	R	— —	— —	— —
Alouatta sp.	29,0		Henckel 1928 b	S	? ?	— —	? ?
Alouatta caraya	36,0		Kummer i. Starck 1967	R	— —	— —	— —
Catarrhini							
Cercopithecinae							
Macaca fuscata	58		Herbert 1983	R	— —	— —	— —
Macaca mulatta	?	85	Herbert 1983	M	? ?	? ?	—><—
Macaca fascicularis	25		Fischer 1903	R	— —	— —	+ +
Papio hamadryas	33		Reinhardt 1957/58	R	— —	+ +	—><—
Colobinae							
Presbytis auratus	53		Fischer 1903	R	— —	— —	— —
Pongidae							
Pan troglodytes	71		Starck 1960/73	R	— —	— —	— —

Tabelle 8: Korrelation der Trigeminusbrücken zu Abducensbrücken bei Lorisiformes.

	V.-brücken		VI.-brücken	
	%	n	%	n
Loris tardigradus	42	7°	25	8°
Nycticebus	70	10°	25	8°
Perodicticus potto	8,5	24°	16,5	24°
Galago alleni	100	6°	100	6°
Galago senegalensis	94	18°	100	15°
Galago crassicaudatus	94	36°	97	34°
Galagoides demidovii	91	31°	95	28°
	n'' = 7	r = 0,88	Vb 95 %	
bei Papio und Theropithecus				
Papio sphinx	7	14°	41	12°
Papio leucophaeus	0	18°	27	18°
Papio comatus	25	4°	100	5°
Papio cynocephalus	15	20°	50	20°
Papio doguera	21	32°	64	32°
Papio papio	0	6°	41	6°
Papio hamadryas	3	30°	26	26°
Theropithecus	0	14°	49	14°
	n'' = 8	r = 0,84	Vb 95 %	

Lorisiformes und acht *Papio*-Arten (Tab. 8) scheint sehr speziellen Bedingungen zu folgen. Allerdings ist eine gleiche Korrelation auch bei einer Gruppe von 32 Simiaformen festzustellen (Tab. 11 b).

Bei Hominoidea und auch im engeren Rahmen von Ponginae erreicht eine formale Korrelation zwischen der Trigeminusbrücke und dem Condylionindex knapp den Vertrauensbereich von 95 %. Die wichtige Steuerung des Schädelgleichgewichtes auf den Condylen, die sich in dem Condylionindex nach Schultz 1955 ausdrückt, scheint bei Hominoidea auch Einfluß auf die Gestaltung der Trigeminus-, enger begrenzt, auch auf die Abducensbrücken zu haben.

Formale Korrelationen der Trigeminusbrücken zum Anstellwinkel λ bei Hominoidea (ohne *Homo*), zum Winkel ε bei Ponginae und Hominoidea, sowie — zunächst überraschend — zum Praebasialen Winkel 2 bei Hominoidea sind in Tab. 11 b ausgewiesen. Bei 30 Simiaformen existiert sogar eine formale Korrelation zur Häufigkeit der Taenien (Tab. 11 b).

Unter Berücksichtigung des immer noch spärlichen Materials darf nur mit gewisser Reserve angenommen werden, daß die Trigeminusbrücken bei Strepsirrhini und Cebidae schon in juvenilem und subadultem Alter auftreten im Gegensatz zu den seltenen Fällen bei Catarrhini und *Homo*, wo sie relativ spät, d. h. nach dem Zahnwechsel, beobachtet werden.

Die Vorstellung des Erstbeschreibers Gruber (1859) erscheint bestätigt, der Trigeminus- und Abducensbrücken streng getrennt wissen wollte. Die Trigeminusbrücke schrieb er dem verknöcherten Tentorium, die Abducensbrücke einer Bandverknöcherung zu. Ihre unterschiedliche Natur läßt sich auch in dem abweichenden Muster der Korrelationen (Tab. 11 b) ablesen.

Die Abducensbrücke ist nach Abb. 2 unter den untersuchten Varianten diejenige, die — abgesehen von Indriidae und *Tarsius* — bei fast allen Primatengruppen, wenn auch in wechselvoller Häufigkeit, zu finden ist.

Callitrichidae nehmen durch die starke Vertretung der Abducensbrücke und das Fehlen von Tentoriumverknöcherungen mit entsprechend spärlicher Ausprägung von Trigeminusbrücken, von Brücken in der Pterygoidealregion und Taeniae interclinoideae eine Sonderstellung ein.

Die Kopplung von Trigeminusbrücken und solchen in der Pterygoidealregion bei Strepsirrhini (Abb. 2) wird bei Cercopithecoidea durch Brücken über dem N. abducens und in der Pterygoideusregion sowie Taenien bei wechselndem quantitativen Verhalten abgelöst.

Andererseits scheint von Callitrichidae bis zu Hominoidea eine gewisse Kopplung zwischen dem Auftreten der beiden Brückenformen zu existieren, und zwar in dem Sinne, daß bei gemeinsamem Auftreten in einer Spezies die Abducensbrücken häufiger und vollständiger sind.

Echte Korrelationen der Abducensbrücken zu anderen Merkmalen (Anstellwinkel λ, Taenien, Sphenobasalwinkel und Praebasialer Winkel 1) beschränken sich auf die größtmöglichen Wertegruppen von Simiae (Tab. 11 b).

Für Catarrhini scheint charakteristisch zu sein, daß beide Brückenformen relativ spät, postnatal bis zur Vervollständigung des permanenten Gebisses, auftreten (Tab. 1 c—e): *Macaca nemestrina*, *Papio anubis*, *Colobus angolensis*, *Hylobates lar* und *Pongo*). Auch für den Menschen sind Brückenbildungen am n. trigeminus und n. abducens erst im späteren Kindesalter bekannt.

Wie bei der Trigeminusbrücke erscheint bei Strepsirrhini auch die Abducensbrücke, selbst in kompletter Form, sehr früh (*Hapalemur*, *Lemur fulvus*). Die Abbildung eines neonaten *Loris tardigradus* durch Ramaswami (1957) bestätigt den Befund. Starck (1962) findet bei einem *Propithecus*-Embryo von 26 mm Kopflänge, daß „die processus clinoidei posteriores nach lateral vorspringen und die Nervi abducentes überbrücken" (also beidseitig!). Zwei adulte *Propithecus*-Exemplare im vorliegenden Material zeigen nur geringe Anlagen für Abducensbrücken, aber weitgehend vollständige Trigeminusbrücken. Wie weit in der Starckschen Serie die Überbrückung homokontinuierlich und vollständig ist, geht aus der Beschreibung nicht hervor.

Gemeinsam verstärkte Häufigkeiten der verschiedenen Merkmale bei bestimmten systematischen Gruppen lassen daran denken, daß hier besondere Beziehungen der Merkmale zueinander zu erwarten sind. Das gilt für die Gemeinsamkeit hoher Merkmalshäufigkeit:

a) von Trigeminusbrücken, Tentoriumverknöcherungen und Civinibrücken bei Lemuridae.
b) von Abducens- und Trigeminusbrücken, sowie Hyrtlschen Brücken bei Lorisiformes.
c) von Abducensbrücken, Hyrtlschen Brücken und Taenien bei Cercopithecoidea.

Bei Platyrrhini, allen Catarrhini und Hominoidea ist hinsichtlich der Brücken in der Pterygoideusregion für vorliegendes Material keine Korrelation festzustellen. Trotz der auffälligen gemeinsamen Häufigkeitsverteilung ventraler Tentoriumverknöcherungen und Trigeminusbrücken liegt bei Lemuridae und Cebidae keine formale Korrelation vor. Das gleiche gilt für das Verhalten der Civinibrücken zu den Trigeminusbrücken bei Lemuridae oder der Hyrtlschen Brücken zu Trigeminus- und Abducensbrücken bei Lorisiformes.

Bei den *Papio*-Arten ist im Gegensatz zu der formalen Korrelation von Trigeminus- und Abducensbrücken untereinander eine entsprechende Beziehung der Hyrtlschen Brücken zu ihnen nicht zu beobachten.

Gegen die Deutung der Brückenbildungen über die beiden Nerven als Reste eines primären Schädelbodens (Voit 1919, Veit 1947, Neiss 1961) sprechen:

1. Die großen Häufigkeitsdifferenzen bei relativ nahestehenden Spezies unter Hominoidea und Cercopithecoidea.
2. Die ontogenetisch relativ spät progressive Anlage sowie die äußerst seltene Beobachtung entsprechender Erscheinungen am Chondrocranium von Primaten. Der Befund bei *Propithecus* (Starck 1962) blieb bisher ein Einzelfall.
3. Die engen Beziehungen der Trigeminusbrücken zu Duraverknöcherungen, die bei Strepsirrhini als ubiquitär anzusehen sind, aber auch bei *Pongo* und *Homo* gelegentlich erscheinen können. Doch darf nicht übersehen werden, daß Trigeminusbrücken auch ohne jede Spur von Tentoriumverknöcherungen auftreten (*Tarsius*).

Hinsichtlich der Ableitung von Abducensbrücken vom primären Schädelboden besteht Übereinstimmung mit Starck, der in der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (1979) die früher (Starck 1965) vertretene Vorstellung der Zusammengehörigkeit der Abducensbrücken mit den Restknorpeln, also Resten eines primären Schädelbodens, aufgegeben hat.

Soweit die vorliegenden Zahlen ausreichen, kann eine deutliche Bindung von Brückenanlagen zum Geschlecht nicht festgestellt werden, was auch für besonders komplette Anlagen wie bei *Pongo*, *Pan paniscus* und *Gorilla g. beringei* gilt. Der Befund ist insofern von Bedeutung, als bei einer eventuellen funktionellen Deutung der Brückenbildungen eine unmittelbare Beziehung zum Kauapparat höchst unwahrscheinlich ist, da gerade dieser bei vielen Primaten besonders deutlich geschlechtsspezifische Ausbildung aufweist.

Hinsichtlich beider Brückenbildungen ist eine formale Korrelation zu den Basion—Nasion-Werten (also einem Maß der absoluten Schädelgröße) für acht *Papio*-Spezies nachzuweisen, für acht Hominoidea-Spezies dagegen nicht (Tab. 9).

Dabei ist daran zu erinnern, daß bei den gleichen *Papio*-Arten auch eine echte Korrelation zwischen den Häufigkeiten der beiden Brückenformen untereinander existiert (Tab. 8). Dies ist insofern überraschend, als eine Korrelation der Brückenhäufigkeit zu anderen Kennzeichen (Anstellwinkel λ, Basisknickungen, dem Lagerverhältnis von Kiefergelenk und Eurion oder von Alveolarbreite zur Jochbogenbreite, zur Orbitabreite u. a.) bei diesen Formen nicht gegeben ist. Allein bei Colobinae ist das Alveolarbogen-Jochbogen-Verhältnis als formal korreliert zu den Häufigkeiten der Abducensbrücken anzusehen ($n = 6$, $r = —0{,}82$). Der negative Wert sagt, daß dem kleineren Alveolarbogen-Jochbogen-Verhältnis die größere Tendenz zu Abducensbrücken entspricht (Tab. 10). Dies ist der einzige Fall unter vielen Prüfungen, daß eine der hier untersuchten Varianten Beziehungen zu einem Quermaß des Schädels zeigt.

Tabelle 9: Korrelationen von Trigeminusbrücken/Basion-Nasion und Abducensbrücken/Basion-Nasion im Genus Papio und Theropithecus.

	V.-brücken		Basion-Nasion		VI.-brücken	
	%	n	mm	n	%	n
Papio sphinx	7	14°	83,1	$8^{\mathrm{fr},\circ}$	41	12°
Papio leucophaeus	0	18°	80,1	$11^{\mathrm{fr},\circ}$	27,5	18°
Papio comatus	25	4°	87,8	$5^{\mathrm{fr},\circ}$	100	5°
Papio cynocephalus	15	20°	79,5	31^{fr}	50	20°
Papio doguera	21,5	32°	84,4	15^{fr}	64	32°
Papio papio	0	6°	81,7	11^{fr}	41	6°
Papio hamadryas	3,5	30°	78,7	16^{fr}	26	26°
Theropithecus	0	14°	78,8	4^{fr}	49	14°
	n'' = 8	r = 0,75	Vb 95 %	n'' = 8	r = 0,83	Vb 95 %

Tabelle 10: Korrelation der Häufigkeit von Abducensbrücken zum Verhältnis von Alveolarbogenbreite zur Jochbogenbreite bei Colobinae.

	VI-brücken		Alv.bg-breit./Jo.bg.breit.	
	%	n	%	n
Colobus verus	18	22°	41,9	32^{vo}
Colobus badius	45	16°	43,2	47^{vo}
Colobus polycomus	26	42°	47	38^{vo}
Nasalis larvatus	35	20°	41,5	15^{vo}
Presbytis cristatus	66	24°	30,4	60^{d}
Presbytis entellus	16,5	10°	44,9	11^{vo}
	n'' = 6	r = —0,82	Vb 95 %	

4 Taeniae interclinoideae, ihre Korrelationen und ihre Entwicklung

In vorliegendem Material wurden Taeniae interclinoideae unter Strepsirrhini nur bei einem einzigen unter 24 Individuen einer Art, und zwar als beidseitige Anlage bei *Galago crassicaudatus* gefunden. Simons et al. (1989) bilden, ebenfalls beidseitig, Taenien bei *Galago senegalensis* ab. Da sich unter den hier untersuchten Strepsirrhini ansonsten bei 22 Spezies mit 113 Individuen nichts entsprechendes fand, dürften die beiden Befunde als Einzelfälle gelten.

Desgleichen stellt die solide Seitenwand der Hypophysengrube bei *Daubentonia*, wie sie von Starck 1953 und Hofer 1958 beschrieben und hier an vier weiteren Objekten bestätigt wurde, eine Besonderheit dar. Zur Frage, wie der Zustand der knöchernen Seitenwand der Hypophysengrube zustande kommt, ob durch Verwachsung der Processus clinoidei oder durch Einsenkung der Hypophyse, sind die beiden jugendlichen Stadien in Leiden wegen unvollständiger Mazeration nicht aussagefähig. Durch die hier angewandte Spiegeltechnik ist auch bei den adulten Objekten nicht zu klären, ob die Seitenwand komplett ist. Dies ist hinsichtlich des Verlaufes der allerdings rudimentären A. carotis interna (Zuckerkandl 1899) von Bedeutung. Bei anderen Primaten wurde Entsprechendes unter immerhin 1220 Individuen nicht beobachtet. Unter 2187 menschlichen Schädeln hat Keyes (1935) bei einem Neger-Cranium auf einer Seite eine komplett knöcherne Seitenwand und auf der anderen

Seite eine mit einem Foramen ausgestattete Struktur beschrieben. Zur Frage der A. carotis interna ist auch dort nicht Stellung genommen. Das Auftreten dieses Extremfalles beim Neger-Cranium ist vielleicht nicht ganz zufällig, da hier generell die Häufigkeit der Taenie größer ist (s. u.).

Im übrigen scheint sich nach Abb. 2 die Taenienbildung unter Primaten auf Cebidae und Catarrhini zu beschränken. Auch wenn ihre prozentuale Häufigkeit durchweg unter 50 % bleibt, ist sie dort durchweg wesentlich größer als bei *Homo*. Die Variabilität bei nahestehenden Formen ist sehr eindrucksvoll, Tab. 1c—e (z. B.: *Gorilla g. gorilla*, *Gorilla g. beringei*, *Hylobates lar/Hylobates moloch*, *Presbytis aygula/Presbytes cristata*, *Papio sphinx/Papio leucophaeus*, *Cercopithecus nictitans/Cercopithecus mona* oder *Ateles paniscus/Ateles geoffroyi*).

Formen mit großen Taenienhäufigkeiten zeichnen sich oft auch durch eine in ihrer systematischen Umgebung besondere Körpergröße aus (*Galago crassicaudatus* — „Riesengalago", *Alouatta*, *Ateles*, mehrere *Papio*-Arten, unter Hominoidea *Pongo* und *Gorilla g. beringei*).

Wie bei Trigeminus- und Abducensbrücken wurde geprüft, ob sich Korrelationen zwischen der Taenienhäufigkeit und Werten der Basion-Nasion-Strecke ergeben. Für acht *Papio*-Arten und elf Hominoidea- bzw. sechs Ponginae-Spezies ist dies nicht der Fall. Für Cebidae müßte die Frage an größerem Material noch einmal aufgenommen werden.

Die Werteserien von größeren Individuen- und Speziesgruppen bei Hominoidea sowie die deutlich größere Differenzierung der Werteserien für Taeniae interclinoideae führten fast zwangsläufig zu einer ausgedehnteren Korrelationsrechnung an 10 (bzw. 11) Spezies und 9 Merkmalen (Tab. 11a und 11b). Den oberen Teil der Tab. 11a nehmen Werte von Platyrrhini und Cercopithecoidea ein, soweit sie derzeit in der Literatur und im eigenen Material vorliegen. Sie sind sehr unvollständig, werden in der Tab. 11b in den Spalten „alle Werte" mit berücksichtigt und mögen als vorläufiger Hinweis dienen, wo weitere Unterlagen fehlen.

Da alle Korrelationsrechnungen hinsichtlich der Brücken in der Pterygoidealregion einerseits und den vorgenannten Merkmalen andererseits generell nur zu einem sehr niedrigen Korrelationskoeffizienten führten, wurde auf ihre Wiedergabe in Tab. 11b verzichtet. Die Werteserien für Trigeminus- und Abducensbrücken wurden bereits abgehandelt.

Bevor auf die Einzelbefunde der Tab. 11b einzugehen ist, sei auf ein Randergebnis hingewiesen. In Tab. 11a liegen die Werte für den Condylionindex, den Anstellwinkel λ, die Taenienhäufigkeit, den Sphenobasalwinkel und die beiden Praebasialen Winkel bei *Pan paniscus* im Rahmen der Ponginenwerte den Werten von *Homo* am nächsten. Allerdings ist zumeist der Abstand der *Paniscus*-Werte zu den menschlichen größer als zu denen der übrigen Ponginen. Der Befund mag im Licht der jüngeren Diskussion über die größere Nähe der Hominidenwurzel zu *Pan paniscus* Berücksichtigung finden (siehe Zihlman et al. 1978, Lowenstein & Zihlman 1984).

Wenn man zunächst von der Taenienhäufigkeit ausgeht, finden sich echte, positive Korrelationen mit dem Vertrauensbereich von 95 % für den Anstellwinkel λ bei Hominoidea und der Simia-Gesamtgruppe, den Condylionindex bei Ponginen, Hominoidea und Gesamtsimia, den ersten Praebasialen Winkel bei Ponginae und für den Praebasialen Winkel 2 bei Hominoidea und Simia-Gesamtgruppe.

Dieser Befund wird verständlicher, wenn man die zahlreichen Korrelationen zwischen Condylionindex und Anstellwinkel λ einerseits und den beiden Praebasialen Winkeln andererseits berücksichtigt. Die Korrelationen der Taenien folgen denjenigen der Hinterkopfregion zu solchen der vorderen Schädelbasis (Pb1, Pb2 und — in geringerem Maße — des Sphenobasalwinkels).

Zahlreiche positive Korrelationen errechnen sich zwischen Sphenobasalwinkel und Anstellwinkel λ. Ebenfalls reich sind die Korrelationsverhältnisse zwischen Anstellwinkel λ und dem Condylionindex einerseits und den praebasialen Winkeln andererseits. Die Unterschiede im Korrelationsverhalten der beiden Praebasialen Winkel und des Sphenobasalwinkels sind schwer vereinbar mit dem Vorgehen von Autoren, für die es nur einen einzigen Basisknick gibt (Björk 1955, Anderson & Popovich 1983), und damit die Arbeiten von Kummer 1952, Starck 1953 und Hofer 1954, 1955, 1958 und viele weitere unberücksichtigt bleiben können.

In die Sprache der Morphologie übersetzt, bedeuten vorstehende Befunde: In die sehr starke Korrelation eines größeren Anstellwinkels der Hinterhauptschuppe und zunehmend occipital gelegener Schädelkondylen zur Streckung der Praebasialen Winkel, in geringerem Maß auch zum Sphenobasalwinkel, paßt sich — weniger bedeutsam — auch die Häufigkeit der Taenien ein.

Ohne weiteres ist verständlich, daß der Anstellwinkel λ und der Condylionindex korrelieren, da weitgehend ähnliche Meßgrößen in die beiden Erscheinungen eingehen. Dabei mag der Anstellwinkel mehr den Einfluß der Occipitalregion, der Condylionindex die Gleichgewichtsverhältnisse des Schädels auf den Kondylen repräsentieren. Der Gedanke, daß die mit dem Anstellwinkel sich ändernde Resultierende der Nackenmuskeln nicht nur die Kondylenregion, sondern auch die Schädelbasis beeinflußt, findet sich schon bei Demes (1985). Sicher nicht zufällig hat Schultz (1955) bei der Bearbeitung des Schädelgleichgewichtes bei Primaten, definiert durch den Kondylionindex, das Condylion und nicht das Basion, sowie die Stellung der Occipitalfläche und nicht die Ebene des Foramen occipitale magnum herangezogen, welch letzterem mit seinen Rändern eine Kraftaufnahme nicht zuzusprechen ist.

Zu den hier ermittelten Beziehungen zwischen der Gestaltung der Occipitalregion und den Streckungsverhältnissen der praebasialen Region bilden die Schädeluntersuchungen von Smit-Vis (1981) an experimentell bipeden Ratten eine vorwegnehmende Bestätigung vorliegender Befunde. Die erzwungene Stellungsänderung in der Occipitalregion bei den bipeden Ratten führt zu „stronger dorsal flexion of anterior cranial base". Das entspricht den bei Primaten nachweisbaren Korrelationen von gestreckten Basiswinkeln zu größeren Anstellwinkeln und größerem Condylionindex sowie — in geringerem Maß — zu häufigerer Ausbildung von Taenien. Die Extremfälle von *Daubentonia* und *Megaladapis* zeigen, daß die Korrelationen von Taenien und Streckung der Basiswinkel nicht absolut bindend sind. *Daubentonia* mit der kompakten Seitenwand der Hypophysengrube hat einen klinokranialen Schädelbau, bei *Megaladapis* sind trotz deutlicher Airorhynchie Taenienanlagen nicht bekannt (siehe Hofer 1953).

Wenn es sich hier um multifaktorielle Einwirkungen mit Summationseffekten (Starck 1953) und evtl. auch Subtraktionswirkungen handelt, wären die Varianten bei sich nahestehenden Formen verständlich. Drei Faktoren im Zusammenhang mit der Taenienhäufigkeit treten schon in Form der Körpergröße, des Einflusses der Occipitalregion und der mehr oder weniger gestreckten Schädelbasis in Erscheinung.

Tabelle 11a: Materialübersicht für die Tabelle 11b. Bei nicht medianen Strukturen entspricht n = der doppelten Individuenzahl, bei medianen Gebilden entspricht n = der Individuenzahl. V.br. = Trigeminusbrücken. VI.br. = Abducensbrücken. Cond.ind. = Condylion-Index nach Schultz 1955. Anstell-∢ = Ergänzungswinkel zum Winkel zwischen Opisthion-Condylion (auf die Mediane projiziert) und Nasion. ε = Winkel zwischen Ober- und Unterseite des Clivius. Taeniae = T. interclinoideae. Sphen-bas = Sphenobasalwinkel oder praesellärer Winkel. Pb1 = Winkel zwischen der Tangente an der Cliviusoberseite und der rückwärtigen Verlängerung von Gaumendach bzw. Nasenboden. Pb2 = entsprechender Winkel zwischen der Cliviusunterseite und dem Gaumendach. Neben der Zahl der für jede Spezies gemessenen Individuen zeigen Kleinbuchstaben an, von welchem Autor die Angaben stammen, und zwar nach folgendem Schlüssel: ° eigene Werte, a Angst 1967, b Biegert 1957, bs Bibus 1967, d Dmoch 1975/76, f Fenart u. Debloch 1973, fr Frick 1960, p Pawlik 1967 und s Schultz 1955.

	V-brück.		VI-brück.		Cond.ind.		Anst. ∢		ε-winkel		Taenien		Sph.bas		Pb1		Pb2	
	%	n	%	n	%	n		n		n	%	n		n		n		n
Alouatta	82	6°	100	2°	94,4	10[s]	96	2°			100,0	10°	184	7[b]	160	1°	182	1°
Ateles	100	13°	100	13°	84,2						5	10°	159	5[b]				
Macac. mul.	0	16°	47	16°	87,7	14[s]					10	10°	160	8[b]				
Pap. sphinx	7	14°	41	12°	93,2	8[s]	101,5	1°			44	5°	157	6[b]			159	8[fr+°]
P. leucoph.	0	18°	27	18°	91,2	2[s]	84,0	7°			16,5	19°					151,4	10[fr+°]
P. comat.	25	4°	100	5°													145,7	5[fr+°]
P. cynoceph.	15	20°	50	20°			90,5	3°			33,7	16°			108	2°	146,3	31[fr]
P. doguera	21	32°	64	32°							11	9°					146,4	15[fr]
P. papio	0	6°	41	6°							0	8°					144,1	11[fr]
P. hamadr.	3	30°	26	26°							3,5	29°	133	38[b]	115,4	40[d]	145,3	46[d]
Theropith.	0	14°	49	14°							0	12°					140,7	4[fr]
Cerc. aeth.	0	22°	20	22°	89,4	10[s]					16,5	14°	167	2[b]			159,0	92[P]
Cerc. ceph.	0	18°	11	16°							12	17°					163,9	20[P]
Cerc. diana	0	8°	0	8°							0	8°					165,0	14[P]
Cerc. mona	0	22°	0	22°							16	22°					167,0	12[P]
Cerc. nict.	0	16°	6	16°							49	14					165,5	18[P]
Presb. crist.	0	24°	66	24°							0	22°	149,5		138	60[d]	158,2	60[a]
Pygathrix	0	6°	25	6°							0	4°	150,0	1	135,0	1[b]		
Nasalis	0	22°	35	20°	88,7	6[s]					0	14°	156,0	4[b]	137,0	4[d]		
Colob. polyc.	0	42°	26	42°							4,5	20°			145,2	91[d]	159,7	53[bs]
Colob. bad.	0	16°	45	16°							0	16°			138,3	112[d]	154,8	90[bs]
Symphal.	0	18°	30	18°	92,3	14[s]	83,1	10°	18,0	1°	0	18°	163,0	4[b]	149,0	74[d]	168,5	74[d]
Hylob. lar	0	40°	62	40°	89,1	14[s]	76,7	8°	23,1	8°	14	38°			141,9	8°	164,4	9°
Hyl. agil.	0	22°	38	22°	92,1	10°	82,0	10°	25,2	10°	29	22°			143,7	7°	167,0	10°
Hyl. moloch	0	32°	64	31°	91,3	8°	78,7	8°	26,1	7°	24	31°			137,7	7°	163,1	8°
Pongo	8	90°	82	90°	116,0	12°	98,8	13°	35,5	31°	74	81°	153,8	11[b]	157,0	28°	183,6	31[a]
Gor. g. be.	2	108°	24	106°	96,7	28°	86,6	29°	28,9	17°	54	67°			138,2	17°	166,6	17°
Gor. g. go.	0,5	106°	39	106°	97,2	22°	87,5	22°	28,4	23°	5	102°	152,5	12[b]	138,4	29°	169,9	23[a]
Pan tr. tro.	3	70°	36	106°	95,0	35°	86,3	30°	29,5	20[a]	8	70°	146,0	10[b]	135,8	19[f]	166,8	19[a]
Pan tr. schw.	5	118°	20	118°	95,7	33°	85,0	31°	33,3	17°	9	118°			132,0	17°	164,0	17°
Pan paniscus	1,5	108°	61,5	105°	90,1	30°	79,4	29°	30,3	59[f]	0	64°	140,0	58[f]	126,2	31[f]	158,9	50[f]
Homo	0,5	475°	4,1	472	65,8	30[s]	52	30°	35,9	20°	4	1000°	112,0	25[b]	109,0	25[b]	144,4	20°

Tabelle 11 b: Korrelationen des in Tabelle 11 a angegebenen Materials r = Korrelationskoeffizient, n'' = Zahl der in die Korrelationsrechnung eingebrachten Meß-Serien. Obwohl entsprechende Werteserien für Nicht-Hominoidea-Formen nur in begrenzter Zahl im eigenen Material und in der Literatur vorliegen, werden die Rechnungsergebnisse jeweils unter der Rubrik „alle Werte" auch wiedergegeben. Sie erlauben bei entsprechend vorsichtiger Berücksichtigung der Rechnungsbasis (siehe Tabelle 11 a) einen Schluß auf die Korrelationsverhältnisse im größeren Rahmen der Haplorhini, vielleicht sogar auf spezifische Evolutionstendenzen bei Hominoidea, bzw. Ponginen. Da sich die Evolution des menschlichen Schädels in vielen Zügen von Ponginen, und weiter noch von Hominoidea, abweichend vollzogen hat, wird sich diese in der Veränderung des Korrelationskoeffizienten bei Einbeziehung, bzw. Ausschaltung der menschlichen Meß-Serie positiv oder negativ kund tun. Aus diesem Grund werden die Korrelationen für Hominoidea und Ponginae mit und ohne die entsprechenden menschlichen Werte angegeben. Die massiven Punkte zeigen die Korrelationen mit dem Vertrauensbereich von 95 % an.

	VI-Brück.		Cond. ind.		Anst.wink.		ε-wink.		Taenien		Sph. bas.		Pb1		Pb2	
	r	n''	r	n''	r	n''	r	n''	r	n''	r	n''	r	n''	r	n''
V-Brücken																
Pongin. + Homo	0,60	7	0,75	7●	0,64	7	0,47	7	0,70	7	0,51	5	0,73	7	0,71	7
(ohne Homo)	0,50	6	0,83	6●	0,77	6	0,95	6●	0,63	6	0,46	4	0,73	6	0,69	6
Hyl. + Pong. + Homo	0,31	11	0,67	11●	0,57	11	0,64	11●	0,58	11	0,1	7	0,33	11	0,55	11●
(ohne Homo)	0,21	10	0,85	10●	0,81	10●	0,82	10●	0,56	10	—0,22	6	0,28	10	0,64	10●
alle Werte	0,65	32●	0,1	18	0,37	15			0,37	30●	0,43	16	0,35	18	0,25	28
VI-Brücken																
Pongin. + Homo			0,75	7●	0,69	7	0,00	7	0,47	7	0,76	5	0,73	7	0,72	7
(ohne Homo)			0,62	6	0,37	6	0,51	6	0,40	6	0,17	4	0,55	6	0,56	6
Hyl. + Pong. + Homo			0,62	11●	0,52	11	0,10	11	0,42	11	0,56	7	0,33	11	0,59	11
(ohne Homo)			0,36	10	0,12	10	0,21	10	0,36	10	—0,2	6	0,28	10	0,33	10
alle Werte			0,33	18	0,52	15●			0,35	30●	0,53	16●	0,50	18●	0,1	28
Condyl. ind.																
Pongin. + Homo					0,98	7●	—0,16	7	0,66	7	0,93	5●	0,98	7●	0,99	7●
(ohne Homo)					0,98	6●	0,72	6	0,82	6●	0,78	4	0,98	6●	0,97	6●
Hyl. + Pong. + Homo					0,98	11●	0,01	11	0,64	11●	0,72	7	0,84	11●	0,96	11●
(ohne Homo)					0,96	10●	0,64	10●	0,75	10●	0,06	6	0,62	10●	0,92	10●
alle Werte					0,84	14●			0,51	18●	0,49	13	0,75	13●	0,81	15●
Anstellwinkel																
Pongin. + Homo							—0,34	7	0,55	7	0,98	5●	0,95	7●	0,96	7●
(ohne Homo)							0,61	6	0,80	6	0,86	4	0,99	6●	0,99	6●
Hyl. + Pong. + Homo							—0,10	11	0,52	11	0,80	7●	0,83	11●	0,94	11●
(ohne Homo)							0,62	10●	0,65	10●	0,04	6	0,56	10●	0,89	10●
alle Werte									0,59	15●	0,77	9●	0,59	13●	0,57	15●
ε-winkel																
Pongin. + Homo									0,23	7	—0,50	5	0,56	7	—0,15	7
(ohne Homo)									0,50	6	0,38	4	—0,10	6	0,57	6
Hyl. + Pong. + Homo									0,06	11	0,69	7	—0,43	11	—0,14	11
(ohne Homo)									0,62	10	—0,63	6	—0,15	10	0,32	10
Taeniae																
Pongin. + Homo											0,44	5	0,73	7	0,67	7
(ohne Homo)											0,64	4	0,84	6●	0,77	6
Hyl. + Pong. + Homo											0,25	7	0,55	11	0,61	11●
(ohne Homo)											0,16	6	0,59	10	0,69	10●
alle Werte											0,52	16●	0,46	18	0,58	26●
Sphen.bas.wink.																
Pongin. + Homo													0,90	5●	0,92	5●
(ohne Homo)													0,85	4	0,88	4
Hyl. + Pong. + Homo													0,89	7●	0,79	7●
(ohne Homo)													0,70	6	0,35	6
alle Werte													0,90	10●	0,73	11●
Pb1-wink.																
Pongin. + Homo															0,99	7●
(ohne Homo)															0,99	6●
Hyl. + Pong. + Homo															0,93	11●
(ohne Homo)															0,85	10●
alle Werte															0,89	16●

Der Winkel ε nach Angst (1967), d. h. der Winkel zwischen Ober- und Unterseite des Clivus, zeigt allenfalls eine Korrelation zur Häufigkeit der Trigeminusbrücke und zum Condylionindex. Bei allen weiter vorn gelegenen Merkmalen wird eine engere Beziehung vermißt. Für alle Ponginen gilt, daß der Winkel ε im weiblichen Geschlecht größer ist als im männlichen. Der Unterschied liegt aber durchweg innerhalb der Streubreite.

Die Tab. 11b erlaubt neben der Korrelation der verschiedenen Merkmale von Rechteck zu Rechteck auch einen Vergleich der Korrelationsfaktoren innerhalb des einzelnen Rechtecks für Ponginen allein, für Hominoidea und — soweit die bisher erhobenen Werte reichen — für den Simia-Stamm.

Es zeigen sich dabei folgende Möglichkeiten:

1. Die Korrelationsfaktoren bleiben in den drei Gruppen weitgehend gleich und hoch. Das gilt für das Verhältnis von Anstellwinkel zum Condylionwinkel, von der Taenienhäufigkeit zum Condylionindex, sowie vom Condylionindex und dem Anstellwinkel zu den beiden Praebasialen Winkeln und für die Praebasialen Winkel untereinander. Wir sehen in diesem Ergebnis einen Hinweis dafür, daß diese hohen Korrelationen für den ganzen Simia-Stamm gelten.
2. Der Korrelationsfaktor steigt vom Wert für Simiae, oder vom Hominoideawert zu dem der Ponginen (mit oder ohne *Homo*) an. Dieses Verhalten spricht für eine Verstärkung der Korrelationen mit der Evolution (siehe Pb1: Trigeminusbrücke, Pb2: Abducensbrücke, Taenienhäufigkeit: Pb1).
3. Der Korrelationsfaktor hat entsprechend fallende Tendenz (Winkel ε/Sphenobasalwinkel). Die Korrelationsintensität läuft der Evolution entgegen.
4. Ein häufig deutliches Absinken oder Ansteigen des Korrelationsfaktors bei Ponginen nach Hinzunahme oder Ausscheiden der entsprechenden menschlichen Werte.

Zum ersten Fall:

Praebasialwinkel 1/Häufigkeit der Abducensbrücke, oder des Anstellwinkels/Abducensbrückenhäufigkeit, oder ε-Winkel/Praebasialwinkel 1.

Zum zweiten Fall:

Condylionindex/Trigeminusbrückenhäufigkeit, ε-Winkel/Trigeminusbrücke, Condylionindex/ε-Winkel, Anstellwinkel/Taenienhäufigkeit, Condylionindex/Taenienhäufigkeit.

In letzteren Konstellationen kann man die Möglichkeit sehen, die positive oder negative Wirkung der Differenzierung zum Menschen auf die Korrelationen bei Ponginen abzuschätzen. So wird eine maximale Korrelation für die Beziehung Anstellwinkel/Pb2-Winkel bei Ponginen ohne *Homo*, dagegen für die Beziehung Sphenobasalwinkel/Condylionindex oder Sphenobasalwinkel/Anstellwinkel in der Kombination von Ponginen mit dem menschlichen Wert beobachtet.

Unsere Ergebnisse machen es wahrscheinlich, daß zumindest bei Ponginae den Taenien eine gewisse mechanische Bedeutung zugerechnet werden darf, was beim Menschen bei den völlig andersartigen Verhältnissen der Occipitalregion und der Schädelbasis nicht der Fall sein kann. Vielleicht erlauben sie ein wenig mit Maß und Zahl in den komplexen Gestaltungsmechanismus der Schädelbasis hineinzuleuchten.

Für die sehr verschiedenen Angaben zur Häufigkeit von Taenienanlagen beim Menschen können mehrere Gründe verantwortlich gemacht werden. Die verschiedensten Disziplinen der Medizin haben sich um Unterlagen bemüht und mögen nach Art und Menge des Ausgangsmaterials und der Untersuchungstechnik zu verschiedenen Ergebnissen kommen. Einige Autoren (Frick 1960, Pawlik 1967, Angst 1967) haben sicher mit Recht auf die sehr große individuelle Variabilität beim Primatenschädel hingewiesen, die aus der Vielfalt der einwirkenden Faktoren resultiert und auch für *Homo* gilt. Einen wichtigen Richtpunkt hat Keyes (1935) schon mit seinen Befunden an 2000 Originalschädeln gesetzt, aus dem sich eine Rassendifferenz in der Taenienhäufigkeit zwischen Weißen mit 7,3 % und Schwarzen mit 10,9 % ergibt (siehe auch die Tab. 4 mit den entsprechenden Zahlen für die Brücken in der Pterygoidealregion, sowie Ossenberg 1976).

Wie wichtig die Breite des Ausgangsmaterials ist, zeigt die Arbeit von Eggemann & Inke (1963), die an sechsfach kleinerer Zahl von Röntgenbildern zwar auch zu einer Rassendifferenz kommen, aber mit umgekehrtem Zahlenverhältnis (5,5 % : 2,8 %).

Besonders verwirrend sind klinische Angaben mit sehr hohen Häufigkeitsdifferenzen zwischen 8 und 50 %, sowie mit Bezügen zu den verschiedensten Krankheiten (Agati 1940: Geisteskrankheiten und Tuberkulose, Bokelmann 1934: Hypogenitalismus, Schneider 1939, Martin 1941, Carstens 1949, Patsch 1956: endokrine Störungen).

Wenn auch schon Camp (1924) aufgrund von sektions-kontrollierten Röntgenbefunden (ähnlich wie Marx et al. 1947) zur Vorsicht bei der zahlenmäßigen Auswertung von Röntgenbildern hingewiesen hatte, so bleibt die Diskussion über den Zusammenhang zwischen Mangel an Wachstumshormon und der Sellagröße bis ins Zeitalter des CT-Bildes (Smith et al. 1986) lebendig.

Wenn die dort genannten Häufigkeiten bei Erkrankungen (ohne Veränderungen am Skelett) zutreffen, dann werden Angaben über vermeintliche Normalhäufigkeiten auch anhand großer anthropologischer und anatomischer Sammlungen sehr unsicher. Denn auch wenn das Material nach der Rassenzugehörigkeit wohl definiert ist, braucht der Einzelschädel keine Hinweise auf vorliegende oder vorausgegangene Erkrankungen zu zeigen.

Auch in der Frage der Ontogenese der Taenien beim Menschen zeigt die Literatur ein sehr verwirrendes Bild. Zwei Handbuchartikel (v. Spee 1896, Stadtmüller 1936) haben in der ersten Hälfte des Jahrhunderts die Vorstellung geprägt, daß generell beim menschlichen Embryo knorpelige Taenien existieren, die in den meisten Fällen sekundär in der Mitte zu Bandstrukturen zurückgebildet und bei einigen Individuen in knöcherne Taenien übergeführt würden.

Diese Darstellung fand Unterstützung in den Angaben von damals kompetenten Human-Embryologen (Gaupp 1902, Fischer 1903), man habe solche knorpeligen Taenien bei Embryonen gesehen, wobei aber genauere Angaben über Alter, Ein- oder Doppelseitigkeit, Vollständigkeit, Untersuchungstechnik u. a. m. fehlten. Die Vorstellung wurde auch von Vertretern der vergleichenden Embryologie (Voit 1909, 1919, Wegener 1920, Veit 1947, Neiss 1961) unterstützt, die in der vermeintlich generellen knorpeligen Taenie Reste des primären Schädelbodens suchten. Warnende Fagen von Henckel (1928 a u. b) und Hochstetter (1940), ob denn wirklich generell knorpelige Taenien vorhanden seien, blieben ohne Resonanz. So ging diese Vorstellung in die klinische und theoretische Literatur ein (Velhagen 1934, Martin 1941, Carstens 1949, F. Müller 1952 und andere).

Heute können den unklar definierten Angaben von Gaupp und Fischer nur sehr wenige sichere Beobachtungen im embryonalen bzw. fetalen Alter zur Seite stehen:

1. eine einseitige vorknorpelige Anlage bei 21 mm SSL (Hochstetter 1940).
2. eine doppelseitige Taenie bei 34 mm SSL (Youssef 1964) und
3. eine einseitig-unvollständige Anlage bei einem Fetalstadium von 52 mm SSL (Bersch & Reinbach 1970).

Diesen drei Fällen stehen 153 Serienbeobachtungen oder Rekonstruktionen von Embryonen und Feten gegenüber, die Taenien vermissen lassen. Die bis heute verbreitete Grundannahme eines generellen Auftretens knorpeliger Taenien beruht also auf sehr seltenen Befunden, deren Verallgemeinerung nicht mehr zulässig ist.

Beim Menschen steht also ein Prozentsatz von 2 % vollständiger Knorpeltaenien in der Entwicklung etwa 3—8 % knöcherner Taenien bei Adulten gegenüber. Mit diesem Verhältnis ist die Annahme eines Restzustandes aus der Ontogenese als einziger Herleitung nicht vereinbar. Es müssen bis zum adulten Zustand Taenien neu entstehen, ein Vorgang, der sich auch für eine Reihe von Primaten aus der Tab. 1 ablesen läßt.

Bei Neugeborenen findet Lang (1977) einmal unter zwanzig Kopfhälften eine knorpelige Taenie. Vorliegendes Material zeigt unter 40 keine. Das entspricht, zusammen genommen, einem Prozentsatz von 1/60 = 1,6 %, was in groben Zügen mit dem Verhältnis beim Embryo übereinstimmt. Nach Keyes (1935), Saunders et al. (1978) und Lang (1977) findet sich die knöcherne Taenie ab dem 6., 7. und dem 9. Lebensjahr. Für eine Deutung als ontogenetischer Restzustand kämen von den 3—6 % bei Adulten allenfalls 2 % in Frage.

So gewinnt eine weitere Einordnung der Taenia interclinoidea, die vor allem von den Radiologen ausgeht, neue Bedeutung. Unter dem Stichwort „Verkalkte Ligamente" nehmen sie eine Neubildung (Farberow 1934, Dietrich 1959, Psenner 1966, Bosma 1976, Bonneville 1980, Galanski & Peters 1986, Mödder 1986) an. Es ist wohl wahrscheinlich, daß man statt „Verkalkung" Verknöcherung meint.

Familienuntersuchungen (Schneider 1939, Saunders et al. 1978) sprechen für genetische Einflüsse. Über den Zeitpunkt und den Modus ihrer Entstehung bestehen vorerst keine sicheren Vorstellungen. Saunders et al. (1978) weist auf eine Koinzidenz von Taenien mit der Überbrückung des Atlasbogens hin.

Somit muß für den Menschen damit gerechnet werden, daß die beim Erwachsenen gefundenen Taenien zum größeren Teil in den beiden ersten Lebensjahrzehnten entstehen.

Diese Schlußfolgerung wird unterstützt durch den Befund, daß Taenien bei Embryonen und Neonaten von Primaten außerhalb der Altweltaffen und Insektivoren vermißt und bei Altweltaffen äußerst selten angetroffen werden (Tab. 7).

Bei Röntgenbildern spielt die Frage nach der Sicherheit der Angaben über ein- und doppelseitige Taenien sowie die Erkennbarkeit unvollständiger Anlagen eine gewisse Rolle. In vorliegendem Gesamtmaterial finden sich unter 35 vollständigen Taenien 15 doppelseitige. Camp (1923) beschreibt unter 5 Anlagen eine doppelseitige. Dagegen berichten Bergland et al. (1968) von 1000 intraoperativen Beobachtungen über 6 % Tanien, und zwar „generally bilateral".

Der Versuch, eine Korrelation der Taenia interclinoidea mit anderen Körpermerkmalen nachzuweisen, ist beim Menschen in verschiedener Richtung unternommen worden. Platzer (1957a) stellte ein deutlich erhöhtes Auftreten von Taenien an Präparaten fest, die einen geradlinigen Verlauf der A. carotis interna von der Schädelbasis zur Dura-Austrittsstelle zeigten. Einer mittleren Verlaufskrümmung soll eine niedrige, einer starken Krümmung eine mittlere Taenienhäufigkeit entsprechen.

Weiter hat Platzer (1957b) eine positive Beziehung der Taenienhäufigkeit zu einer schwach ausgeprägten Lingula am Foramen ovale und einem kleinen Seitenwinkel des Os petrosum diskutiert. Aus der formalen Korrelation der Taenienhäufigkeit zur Streckung des Sphenobasalwinkels bei dem hier untersuchten Simia-Material (Tab. 11b) könnte man vielleicht einen Zusammenhang mit Platzers Beobachtungen am Carotisverlauf in Erwägung ziehen.

Ebenfalls beim Menschen hatte Jewett (1920) die Frage der Korrelation des Auftretens von Taenien zu metrischen Varianten anhand von Röntgenbildern angesprochen. Er glaubte, eine positive Beziehung der Taenienentwicklung zur Schädelhöhe und eine negative zur Sellahöhe nachweisen zu können.

Die Nachprüfung am vorliegenden Originalmaterial ergibt, daß die vom Basion aus gemessene maximale Schädelhöhe bei Kontrollschädeln x = 123 ±6,6 mm (n" = 30), bei einseitigen Taenienanlagen x = 126,6 ±6,5 mm (n = 22) und bei doppelseitigen Taenien x = 127,8 ±8,28 mm (n = 20) beträgt. Die Wertedifferenz liegt zwar der Richtung nach — von den Kontrollen zu den einseitigen und beidseitigen Anlagen — im Sinne der Jewettschen Hypothese, bleibt aber immer im Rahmen der Standardabweichung. Daran ändert sich nichts, wenn die Werte für die Schädelhöhe auf die Schädelgröße bezogen werden.

Ähnliche Erfahrungen machten wir im eigenen Material bei der Prüfung, ob entsprechend den Korrelationsrechnungen bei Primaten auch beim Menschen bei einseitigen bzw. beidseitigen Taenienträgern der Anstellwinkel von der Norm abweicht (Abb. 8). Der Mittelwert steigt zwar von dem der Kontrollen (n" = 30) zu dem der einseitigen Taenienträger (n = 24) und weiter zu dem der doppelseitigen Taenienträger (n = 15) an, bleibt aber trotz kleiner werdender Abweichung innerhalb der Abweichung der Kontrollen (n = 30, Abb. 8). Angesichts der Befunde bei Hominoidea (Tab. 11b) bleibt der Befund interessant und sollte an erweitertem Material nachgeprüft werden. Die Frage der Beziehung von Sellahöhe/Taenien war am geschlossenen Schädel nicht nachprüfbar.

5 Die Brücken der Pterygoidealregion im Verhältnis zum System

Die beiden Brückenbildungen der Pterygoidealregion können kaum als reine Zufallsstrukturen verstanden werden. Dagegen spricht die große Konstanz ihres Verteilungsmusters bei den großen Gruppen.

Beide Brückenformen in ein und derselben Spezies erscheinen nur bei 6 unter 11 untersuchten Primatenspezies, darunter *Homo*. Dies kann dahin gedeutet werden, daß die Entstehungsbedingungen der beiden Formen trotz ihrer nahe beieinander gelegenen Lokalisation nicht die gleichen sind.

Gar keine der Brücken findet sich bei 12 untersuchten Spezies von Callitrichidae. Unter 24 Cebiden-Spezies zeigen nur drei eine solche Knochenspange (Tab. 1b).

Jeweils eine der beiden Brücken haben dagegen — wenn auch sehr verschieden zahlreich — 89 von 111 Primatenspezies. In hoher Konstanz zeigen Lemuridae, *Tar-*

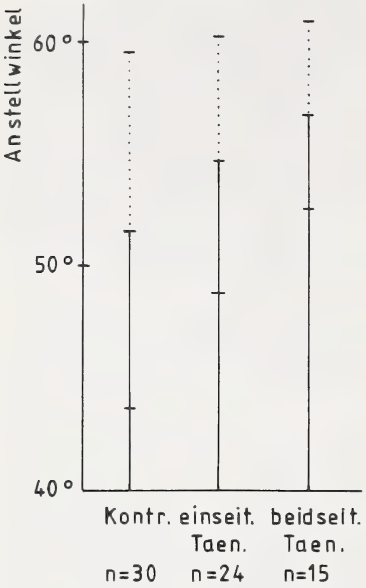


Abb. 8: Diagramm zur Größe des Anstellwinkels bei Kontrollen, einseitigen und beidseitigen Taeniae interclinoideae.

sius und Hominoidea die Civinibrücke, Lorisidae und Cercopithecoidea dagegen die Hyrtlbrücke.

Die relativ späte ontogenetische Entwicklung der Brückenstrukturen läßt — auch wenn sich die jeweilige Form bei Lemuren und Cercopithecoidea gegenüber Hominoidea etwas früher beobachten läßt — keine Deutung aus ihrer Ontogenese zu. Keine Embryonalserie von Mensch oder Primaten hat entsprechende Knochenstrukturen, geschweige denn Knorpelformationen, erkennen lassen. Soweit bekannt, gehen allen Knochenbildungen der Region Bandstrukturen voraus. James et al. (1980) vermissen bei menschlichen Feten von 120 mm SSL selbst noch die entsprechenden Bänder.

In jüngerer Zeit interessiert man sich in der Palaeontologie bei Untersuchungen über die phylogenetische Differenzierung im Bereich von Strepsirrhini, *Tarsius* und Haplorhini für eine knöcherne Brückenbildung zwischen den lateralen Pterygoideusflügeln und der Bulla (Rosenberger 1985, Beard, Krishtalka & Stuky 1991). Das Vorkommen solcher Knochenbrücken auch bei rezenten Lemuridae und höheren Primaten und deren Differenzierung in zwei Formen scheint unbekannt zu sein. Nach dem Vergleich der Abbildungen bei Rosenberger (1985) und Beard et al. (1991) mit den eigenen Befunden bei *Tarsius* und Lemuridae kann es sich nach Lage und Verlaufsrichtung nur um die Civinibrücke handeln, deren Häufigkeit hier bei rezenten Lemuridae und Hominoidea genauer umrissen wird. Die Tatsache, daß die Civinibrücke (abgesehen vom sehr spärlichen Auftreten bei Cebidae) bei Lemuridae, *Tarsius* und Hominoidea gefunden wird, mag vielleicht auch als ein unterstützendes Argument für die heute in der Palaeontologie diskutierte Vorstellung gelten, daß die Aufgabelung in tarsioide und anthropoide Formen näher beieinander liegt, als bisher angenommen.

Civinibrücken sind somit bis zu frühen Formen der Tarsioidea (*Rooneya*, *Shoshonius*, *Necrolemur*) in zeitlicher Nachbarschaft zu Omomyidae, sowie zu ausgestorbenen Formen von Lemuriformes (Adapis) zurückzuverfolgen. Hyrtlbrücken sind unter Primaten erst bei rezenten Formen von Lorisidae als den ursprünglichsten Arten nachzuweisen. Bei diesem Stand der Dinge ist ein Blick auf entsprechende Befunde bei Tupaiidae und Insectivora interessant. Die Hyrtlsche Brücke ist aufgrund ihrer Beziehung zu peripheren Nerven (Fiedler 1953) unter Tupaiidae bei *Tana tana* und unter Insectivora bei *Elephantulus myurus* sowie bei *Tenrec* (eigener Befund) mit Sicherheit erkennbar. Bei Tupaiidae und Insectivora wären Kontrollen an größerem Schädelmaterial von Nerv-Muskel-Präparaten notwendig.

Das Ergebnis, daß es sich bei beiden Brückenformen um völlig unauffällige, aber sehr alte Primatenmerkmale handelt, schließt nicht die Frage aus, ob diesen Bildungen nicht auch eine mechanische Bedeutung zuzuschreiben ist. Wenn diese Frage allein angesichts des Cercopithecoiden-Materials zu diskutieren wäre, läge eine solche Deutung bei so konstanten und mechanisch widerstandsfähigen Erscheinungsformen nahe. Ein unmittelbarer Zusammenhang mit der mechanisch wichtigen Einflußnahme des Kauapparates kann allerdings als ausgeschlossen gelten. Ein starker Kauapparat geht bei Primaten, wie Cercopithecoidea oder Hominoidea, mit einer deutlichen Geschlechtsdifferenz einher. Für *Papio leucophaeus*, *Papio hamadryas* sowie *Cercopithecus aethiops* kann vorliegendes Material eine geschlechtsgebundene oder nur geschlechtsbevorzugte Verteilung des Hyrtlschen Bandes sicher ausschließen. Für *Hylobates lar*, *Pongo*, *Gorilla g. beringei* und *Pan* ist eine geringgradige Verschiebung des knöchernen Civinibandes zum weiblichen Geschlecht festzustellen.

Bislang wurde in den uns bekannten Arbeiten, die sich mit metrischen Strukturen des Primatenschädels befassen (Lange 1926, von Haussen 1931, Grimm 1939, Schultz 1941, 1942, 1955, 1962, Kummer 1952, Busanny-Caspari 1953, Hofer 1954, 1957, 1958, 1960, 1963, Biegert 1956, 1957, Martin-Saller 1959, Vogel 1966, 1969, Angst 1967, Petit-Maire 1971), kein Maß oder Index gefunden, deren Varianten sich parallel zu denjenigen der Pterygoideusbrücken verhielten.

Für den Menschen hat Corruccini (1974, 1976) beiläufig in Untersuchungen über die Beziehungen metrischer und nichtmetrischer Varianten bei 99 männlichen amerikanischen Negridenschädeln gefunden: „pterygo-basal-bridging (entspricht der Hyrtlschen Brücke) occurs in skulls with narrower zygomatic arcs and longer basion-prosthion chords, perhaps reflecting elongation of the basio-occipital". Die relativ hohe Zahl von 9 Hyrtlschen Brücken bei 99 Schädeln entspricht den Angaben von Chouké (1946, 1947), nach denen diese Brückenform bei Negriden in einer Häufigkeit bis zu 12 % auftritt.

Die Angaben der Literatur (Tab. 4) und vorliegende Befunde an der Eckerschen Sammlung sprechen dafür, daß die Häufigkeit der Hyrtlbrücke bei Negriden weitgehend spezifisch ist und bei anderen Rassen nicht oder spärlicher auftritt. Andererseits scheint die Häufigkeit der Civinibrücken ein Spezifikum der Europäer, bzw. Eurasier zu sein und bei anderen Bevölkerungen (außer Hawaii) zu fehlen. Schon 1926 hat Lange an einer allerdings kleinen Zahl von Negridenschädeln (n" = 27) zeigen können, daß hier sowohl absolut, wie auch auf das Schädelvolumen bezogen, die Strecken Basion—Nasion und Basion—Prosthion größer als beim Europäer sind, was den Befund von Corruccini bestätigt.

Am vorliegenden Schädelmaterial wurde geprüft, ob statistisch gesicherte Unterschiede der Strecken Basion—Nasion, Basion—Prosthion und größter Jochbogenbreite zwischen Schädeln mit Hyrtlscher Brücke, Civinibrücke und bei Kontrollen nachzuweisen sind (Abb. 9).

Im Gesamtmaterial der Schädel mit Hyrtlschen Brücken (n = 17) und Civinibrücken (n = 29) ist der Mittelwert der Strecken Basion—Nasion und Basion—Prosthion größer als beim europäischen Nicht-Brückenträger (n = 26), aber der Unterschied ist kleiner als die Standardabweichung. Das gleiche gilt für entsprechende Teilgruppen der Freiburger Sammlung, einschließlich der 5 Negridenschädel und der Träger von Civinibrücken aus der Kölner Craniensammlung. Bei den europäischen Schädeln mit Hyrtlschen Brücken (n = 5) liegt bei den Längsmaßen Basion—Nasion und Basion—Prosthion die Differenz des Mittelwertes zu dem der europäischen Kontrollen außerhalb der Standardabweichung und entspricht somit dem Befund von Corruccini an amerikanischen Negridenschädeln.

Nach den Ergebnissen von Corruccini am Negridenschädel (n = 99) wäre für die Träger von Hyrtlschen Brücken eine niedrige Jochbogenbreite zu erwarten. Der Mittelwert der Jochbogenbreite der fünf Negridenschädel mit Hyrtlschen Brücken in der Eckerschen Sammlung liegt höher als der der europäischen Kontrollen. Diese Diskrepanz zum Befund von Corruccini mag am Bezug auf die europäischen Kontrollen beruhen. Aber auch innerhalb des Kölner Materials liegt die Jochbogenbreite für die Träger beider Brückenformen höher als bei den Kontrollen, bei Hyrtlschen Brücken sogar außerhalb der Standardabweichung. Bei Trägern von Civinibrücken liegen die Mittelwerte der Jochbogenbreite generell über denen der Kontrollen, aber durchweg innerhalb der Standardabweichung.

Eine Deutung der sehr variablen Ergebnisse läßt sich unter folgenden Gesichtspunkten ordnen:

Ein gemeinsames Verhalten der Hyrtlschen Brücken mit anderen Merkmalen scheint beim Menschen vorwiegend eine Frage gemeinsamer Rassenzugehörigkeit zu sein. Nur innerhalb einer Rasseneinheit sind weitere Gemeinsamkeiten zu erwarten.

Überraschend sind Befunde an den Mittelwerten für den Jochbogenquerschnitt (Höhe mal Breite in mm^2 an der schwächsten Stelle). Sie liegen im Gesamtmaterial bei Brückenträgern höher als bei entsprechenden Kontrollen. Bei Jochbogenquerschnitten von Trägern Hyrtlscher Brücken (n = 30) liegt die Differenz zu den der Kontrollen außerhalb, bei Trägern von Civinibrücken innerhalb der Standardabweichung. Das gleiche gilt, wenn die Jochbogenquerschnitte nur für europäisches Material verglichen werden. Hier scheint die Merkmalsgemeinsamkeit auch über die Rassengrenze hinaus wirksam zu sein.

6 Die Cartilagines supracochleares bzw. Ossicula suprapetrosa

Die Erstbeobachtung der Cartilagines supracochleares geht auf Maclin (1914) zurück. Er hat schon auf den entscheidenden Unterschied zwischen diesen und den „Restknorpeln" der embryonalen Schädelseitenwand nach Voit (1909) hingewiesen (siehe auch Grube & Reinbach 1976). Restknorpel liegen weiter lateral in der Gegend der Commissura suprafacialis und über dem Trigeminusganglion, während die Car-

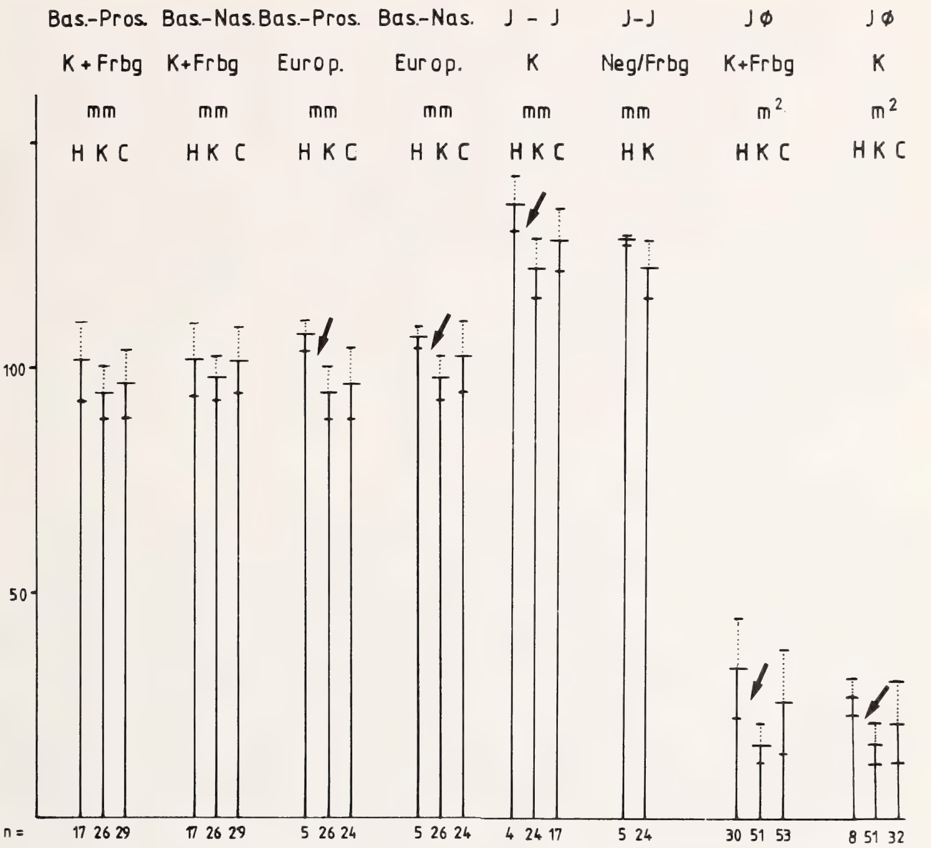


Abb. 9: Übersicht über das Verhalten einiger Schädelmaße (Basion-Nasion, Basion-Prosthion, Jochbogenbreite in mm, sowie des Jochbogenquerschnittes in mm²) bei Kontrollen aus dem Europäischen Raum, Schädeln mit Hyrtlschen und Civinibrücken. Bei Europäern zeigen Schädel mit Hyrtlbrücken (H) gegenüber Kontrollen (K) höhere Werte, als es der Standardabweichung entspricht, und zwar für Basion-Prosthion, Basion-Nasion, Jochbogenbreite und Jochbogenquerschnitt. Auch hier gibt n die Zahl der Körperseiten an.

tilagines supracochleares unter dem Ganglion, immer in enger Nachbarschaft zur Radix motorica zu finden sind. Dieser Unterschied erscheint bedeutsam und wurde nicht immer berücksichtigt (Wegener 1920, Zeller 1983).

Cartilagines supracochleares konnten nach vorliegendem Bericht und den Angaben der Literatur (Tab. 6, 7) ausschließlich nur beim Menschen nachgewiesen werden, und zwar jenseits eines Stadiums von etwa 19—20 mm SSL (siehe auch Hochstetter 1940).

Die Häufigkeit in embryonaler Zeit wird bei keinem Autor höher angegeben als bei Hochstetter, und zwar mit 40—50 %. Dieser Umstand und der vorliegende Befund einer Häufigkeit von 32 % bei Neugeborenen sprechen dafür, daß die Schätzung von Lang (1977) eines „fast regelmäßigen" Auftretens bei Keimlingen und Neonaten wohl zu hoch gegriffen ist. Dafür spricht auch die hier angegebene Häufigkeit von 17,8 % bei Adulten. Sonst müßten sehr viele Cartilagines supracochleares zwischen embryonalem und neonatem Zeitpunkt neu entstanden und nach der Geburt verschwunden sein. Entsprechende Befunde für ein solches Geschehen fehlen.

Die Lage der Cartilagines supracochleares entspricht nach Galanski et al. (1986), sowie Stark & Weber (1961) einer Zone der Schädelbasis, in der Chondrome bzw. Osteochondrome angetroffen werden. An einen Zusammenhang mit den Cartilagines supracochleares hat offenbar bisher niemand gedacht, obwohl Stark & Weber die Möglichkeit eines Entwicklungsfehlers bei Chondromen diskutieren.

Bei in Serien untersuchten Primatenembryonen bzw. -feten liegt unter 23 Objekten nur bei *Tarsius bancanus* (Fischer 1905, Henckel 1927a u. b) die Beschreibung eines vergleichbaren Befundes vor. Doch hat Henckel schon wegen der lateralen Lage über dem Trigeminusganglion diese einseitige Knorpelanlage den Restknorpeln zugerechnet. Bei den Objekten, die einen entsprechenden Befund vermissen lassen, handelt es sich mehrfach um Stadien, die jünger als solche sind, in denen man im Rückschluß vom Menschen mit Cartilagines supracochleares rechnen dürfte. Entsprechende Restanlagen bei neonaten oder adulten Affen zu finden, muß als reiner Glücksfall gelten, da offene Schädel mit Weichteilen oder solche mit vorsichtiger Mazeration sicher sehr selten sind und nicht zu auswertbaren Zahlen führen. Eigene Versuche haben an Feuchtmaterial von drei neonaten und 11 adulten Objekten verschiedener Affen (siehe Material und Methode) keine Spur von Restzuständen erkennen lassen. Die Cartilagines supracochleares haben mit der eng benachbarten Commissura alicochlearis teils gemeinsame, teils trennende Kennzeichen. Beide erscheinen etwa zur gleichen Zeit (zwischen 20 und 30 mm SSL), treten nur in einem Teil der Individuen auf und sind nicht immer beidseitig zu finden (Tab. 6). Bei einseitigem Auftreten der beiden Anlagen scheint nach vorliegendem Material eine Kopplung zwischen der Seite der Cartilago und der Seite der Kommissur nicht vorzuliegen.

Über die Häufigkeit der Kommissur bei *Homo* gehen die Angaben erheblich auseinander. Müller & O'Rahilly (1980) benennen für „Stage 23" (27—32 mm SSL, d. h. 8. Woche) eine Häufigkeit von 66 % (n = 10). Wenn man das Hochstettersche Material (1940) und vorliegende Befunde grob im entsprechenden Altersrahmen nachrechnet, gilt dort ein Prozentsatz von 3—4 %, hier von 33 % (n = 32, bzw. 3), aber in beiden Fällen nur im Blastemstadium. Echte Knorpelverbindungen finden sich bei Hochstetter mit 59 mm SSL, hier bei 36 und 39 mm und wahrscheinlich bei Youseff (1962) mit 34 mm SSL. Die Diskrepanz erklärt sich wahrscheinlich daraus, ob man schon eine Aneinanderlagerung mit als Kommissur rechnet (O'Rahilly?) oder nur die „homokontinuierliche" Verbindung (Reinbach 1963/64) als solche gelten läßt (Hochstetter 1940, Reinbach 1963/64 und vorliegende Werte). Die Angabe von Ina Herbert (1983), die Kommissur fehle beim Menschen überhaupt, ist somit irrig (siehe auch Starck 1961).

Völlig im Gegensatz zu den Cartilagines supracochleares verliert sich die Kommissur (hier von 39 mm an, bei Hochstetter von 59 mm SSL an) vollständig. Soweit Untersuchungen entsprechender Stadien von Primaten vorliegen (Tab. 7), ist der Nachweis der Kommissur für *Microcebus*, *Lemur*, *Propithecus* und *Tarsius bancanus* (einseitig) und *Papio hamadryas* gesichert.

Die Entwicklung von Cartilagines supracochleares ist dagegen (wie bisher nachgewiesen) auf den Menschen beschränkt und nicht altersmäßig begrenzt. Ihre Reste können bis ins hohe Alter beobachtet werden.

Wie die Cartilagines supracochleares zu deuten sind, ist schwieriger zu sagen als zu definieren, was sie nicht sind. Sie können nach ihrer knorpeligen Vorgeschichte nicht als „umschriebene Ossifikation der Dura" (Psenner 1966) angesehen werden. Wie schon Grube & Reinbach (1976) sowie Lang (1979) betont haben, können sie wegen ihrer Lage unter der R. trigemini nicht den sogenannten Restkörpern der knorpeligen Schädelbasis (wie sie von Voit 1909, Henckel 1927, Spatz 1964 u. a. definiert wurden) an die Seite gestellt werden (Wegener 1920). Nachdem die Ontogenese von Cartilagines supracochleares und der Commissura alicochlearis weitgehend geklärt wurde, ist auch eine Gleichstellung (Henckel 1928) unmöglich. Das Fehlen von Cartilagines supracochleares bei Primaten außer *Homo* bedarf weiterer sorgfältiger Prüfung.

Zusammenfassung

Die Trigeminusbrücke beschränkt sich im Primatenstamm hinsichtlich ihrer Häufigkeit im wesentlichen auf Strepsirrhini und Cebidae. Sie hat dort enge Beziehungen zu Verknöcherungen im ventralen Tentorium cerebelli. Die enge Korrelation zwischen der Trigeminusbrücke und dem Condylion-Index nach Schultz bei Hominoidea sollte weiter geprüft werden. Im Verhältnis zu den selteneren Manifestationen bei höheren Formen (*Homo* und *Pongo*) tritt die Trigeminusbrücke bei ursprünglichen Formen ontogenetisch früher auf.

Letztere Aussage gilt auch für die Abducensbrücke, die im System ab der Lorisiformes die gleichmäßigste Verteilung im Primatenstamm aufweist. Soweit Trigeminus- und Abducensbrücken gemeinsam auftreten, sind die Abducensbrücken ontogenetisch früher, häufiger und vollständiger ausgebildet. Wenn Hinweise auf eine Beziehung zu Schädelbasisresten existieren sollten, sind sie am ehesten bei embryonalen Objekten von Strepsirrhini zu erwarten.

Abgesehen von dem Spezialfall von *Daubentonia*, beschränkt sich die Taenia interclinoidea im wesentlichen auf Cebidae und Catarrhini. Charakteristisch ist die hohe Häufigkeitsvariabilität von Genus zu Genus, von Spezies zu Spezies und — beim Menschen — von Rasse zu Rasse. Es bestehen enge positive Korrelationen zu Verhältnissen in der Occipitalregion („Anstellwinkel" der Hinterhauptschuppe und Condylion-Index nach Schultz 1955) sowie zu den Praebasialen Winkeln. Auch unabhängig von den Taenien finden sich im ganzen Hominoideastamm viele Korrelationen zwischen Erscheinungen der Occipitalregion einerseits und den Praebasialen und Praesellären Winkeln andererseits. Das Fehlen der Taenien bei ursprünglichen Formen, die äußerst seltene Entwicklung in der Embryonalzeit und das späte postnatale Erscheinen bei allen höheren Formen spricht nicht für eine Beziehung zu Resten eines primären Schädelbodens. In diesen Zusammenhang gehört auch die notwendige Aufgabe der Vorstellung einer generellen Bildung von Knorpeltaenien beim menschlichen Embryo.

Die Häufigkeitsverteilung der beiden hauptsächlichen Brückenformen in der Pterygoidealregion, der Civinibrücken (oder Pterygo-Spinosusbrücken) und der Hyrtlschen Brücken (Foramen crotaphitico-buccinatorium oder pterygo-basal bridging) folgt einerseits weitgehend den systematischen Großgruppen (Cercopithecoidea: fast ausschließlich Hyrtlbrücken, Lemuridae, Indriidae, *Tarsius* und Ponginae: nur Civinibrücken, Callitrichidae: keine Brückenbildung). Andererseits ist die Häufigkeitsverteilung bei beiden Strukturen innerhalb der Großgruppen unabhängig vom Verwandtschaftsgrad. Die unterschiedliche Häufigkeit bei menschlichen Rassen findet ihr Spiegelbild in den großen Differenzen von Spezies zu Spezies bei Primaten. Bisher angegebene Beziehungen von metrischen Maßen zur Häufigkeit der beiden Brückenbildungen beim Menschen werden noch an größerem Material nachgeprüft werden müssen und können nicht auf den Affenschädel übertragen werden. Abgesehen von Lemuriformes treten Pterygoideusbrücken bei *Homo* und anderen Catarrhini in spät-juvenilem Alter

auf. Allein bei denjenigen Cercopithecinae, wo eine große Häufigkeit der Hyrtlbrücke herrscht, kann ihre ontogenetische Entwicklung in den Zeitraum des Zahnwechsels zurückgenommen sein. Eine Beziehung der Häufigkeitsverteilung zur Ausbildung des Kauapparates oder zum Geschlecht liegt offenbar nicht vor.

Eine Rückverfolgung der beiden Brückenstrukturen an die phylogenetische Basis der Primaten, bzw. zu den Insektivoren, läßt die Civinibrücke im palaeontologischen Material bis nahe an die Omomyidae wiedererkennen. Für die Hyrtlsche Brücke geht die Spur zu den Insektivoren (*Elephantulus* und *Tenrec*) und Tupaiidae (*Tana*). Beide Bildungen begleiten — mehr oder weniger unabhängig voneinander — den Primatenstamm in fast alle seine Äste.

Nach bisherigen Untersuchungen treten Cartilagines supracochleares bzw. Ossicula suprapetrosa einzig und allein beim Menschen auf, und zwar embryonal in 40—50 % der Fälle von etwa 30 mm SSL an. Im weiteren Leben reduzieren sich die Anlagen beim Adulten zu etwa 17 % Ossicula suprapetrosa. Für ihre Definition ist ihre Lage, basal zum Trigeminusganglion, in enger Nachbarschaft zur Grenze von motorischer und sensibler Wurzel des Nervus trigeminus von wesentlicher Bedeutung.

Literaturverzeichnis

Agati, D. (1940): Selle turciche di frenopatici. Rilieve anatomo-radiografico su 196 crani di frenopatici. — Arch. Radiologia 16: 5—23.

Akabori, E. (1933): Crania Nipponica Recentia I. — Jap. J. Med Sci. I Anatomy 4: 61—315.

Anderson, D. L. & F. Popovich (1983): Relation of cranial base flexure to cranial form and mandibular position. — Am. J. phys. Anthrop. 61: 181—187.

Angst, R. (1967): Beitrag zum Formwandel des Craniums der Ponginen. — Z. Morph. Anthrop. 58: 109—151.

Augier, M. (1931): Squelette céphalique. — In: Poirier-Charpy, Traité d'Anatomie humaine. Paris, Masson.

Bähler, H. (1938): Das Primordialcranium des Halbaffen *Microcebus murinus*. — Med. Diss. Bern.

Beard, K. C., L. Krishtalka & R. K. Stuky (1991): First skulls of the early eocene primate *Shoshonius cooperi* and the anthropoid-tarsier dichotomy. — Nature 349: 64—67.

Bergland, R. M., B. S. Ray & R. M. Torack (1968): Anatomical variations in the pituitary gland and adjacent structures in 225 human autopsy cases. — J. Neurosurg. 28: 93—99.

Bersch, W. & W. Reinbach (1970): Das Primordialcranium eines menschlichen Embryo von 52 mm Sch. St. Länge. — Z. Anat. Entw. gesch. 132: 240—259.

Bibus, E. (1967): Kraniometrische Untersuchungen an *Colobus*-Schädeln. — Folia primatol. 6: 92—130.

Biegert, J. (1956): Das Kiefergelenk der Primaten. — Morph. Jb. 97: 249—404.

Biegert, J. (1957): Der Formwandel des Primatenschädels. — Morph. Jb. 98: 77—199.

Björk, A. (1955): Cranial base development. — Am. J. Orthodont. 41: 198—225.

Bokelmann, O. (1934): Die spezielle Anatomie der Sella turcica und ihre klinische Bedeutung für die Erkennung der Hypophysengröße, zugleich ein Beitrag zur Frage der Beziehungen der Hypophysengröße, sowie Größe und Form der Sella zum anatomischen und funktionellen Hypogenitalismus. — Fortschr. Geb. Röntgenstr. 49: 364—396.

Bonneville, J. F. (1980): Radiology of the sella turcica. — Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Bosma, J. F. (1976): Symposium of development of the basicranium. — U. S. Dept. of H. E. W., NIH., Bethesda, Maryland: 76—989.

Brunn, A. v. (1891): Das Foramen pterygospinosum (Civini) und der Porus crotaphitico-buccinatorius (Hyrtl). — Anat. Anz. 6: 96—104.

Busanny-Caspari, W. (1953): Die Schädelbasis in ihren Korrelationen zum Gesichts- und Hirnschädel. — Beiträge zur Anthropol.: 1—64.

Camp, J. D. (1923): Normal und pathologic anatomy of the sella turcica as revealed at necropsy. — Radiol. 1: 65—73.

Camp, J. D. (1924): Normal and pathologic anatomy of the sella turcica as revealed by roentgenograms. — Am. J. Roentgenol. 12: 143—156.

Carstens, M. (1949): Die Selladiagnostik. — Fortschr. Geb. Röntgenstr. 71: 257—272.

Chouké, K. S. (1946): On the incidence of the foramen of Civini and the porus crotaphitico-buccinatorius in American Whites and Negroes. I. Observations on 1544 skulls. — Am. J. physic. Anthropol. 4: 203—227.

Chouké, K. S. (1947): On the incidence of the foramen of Civini and the porus crotaphitico-buccinatorius in American Whites and Negroes. II. Observations on 2745 additional skulls. — Am. J. phys. Anthropol. 5: 79—86.

Corruccini, R. S. (1974): An examination of the meaning of cranial discret traits for human skeletal biological studies. — Am. J. phys. Anthropol. 40: 425—446.

Corruccini, R. S. (1976): The interaction between nonmetric and metric cranial variations. — Am. J. phys. Anthropol. 44: 285—293.

Currarino, G. & A. Weinberg (1974): Os suprapetrosum of Meckel. — Am. J. Rad. 121: 139—142.

Demes, B. (1985): Biomechanics of the primate skull base. — Adv. Anat. Embr. Cell Biol. 94.

Dietrich, H. (1959): Neuro-Röntgendiagnostik des Schädels. 2. Aufl. — G. Fischer, Jena.

Dmoch, R. (1975/76): Beiträge zum Formwandel des Primatencranium mit Bemerkungen zu den sagittalen Knickungsverhältnissen. — Morph. Jb. 121: 450—491, 521—601, 625—668; 122: 1—81.

Eggemann, G. & G. Inke (1963): Existieren Unterschiede in der Form, in der Lage und in den Flächen, Strecken und Winkelmaßen des Röntgenbildes der Sella turcica bei den Vertretern der drei Großrassen? — Morph. Jb. 104: 272—313.

Eisler, P. (1912): Die Muskeln des Stammes. — In: Bardelebens Handbuch der Anatomie BD. 2.2.1.

Etter, L. E. (1970): Atlas of Roentgen Anatomy of the Skull. — 3. Ed. Thomas, Springfield.

Farberow, B. J. (1934): Röntgendiagnostic der Tumoren der Gegend der Sella turcica. — Fortschr. Geb. Röntgenstr. 50: 445—467.

Fawcett, E. (1910a): Notes on the development of the human sphenoid. — J. Anat. Physiol. 44: 207—222.

Fawcett, E. (1910b): Description of a reconstruction of the head of a 30 mm human embryo. — J. Anat. Physiol. 44: 303—311.

Fawcett, E. (1918): The primordialcranium of *Erinaceus europaeus*. — J. Anat. 52: 211—250.

Fawcett, E. (1919): The primordial cranium of *Miniopterus schreibersi* at 17-mm total length stage. — J. Anat. 53: 315—350.

Fenart, R. & R. Debloch (1973): *Pan paniscus* et *Pan troglodytes* Craniometrie. — Ann. koninkl. Mus. Midden. Afr. 204: 1—473.

Fiedler, W. (1953): Die Kaumuskulatur der Insectivora. — Acta anat. 18: 101—175.

Fiedler, W. (1956): Übersicht über das System der Primaten. — Primatologia, Handbuch der Primatenkunde. Vol. 1 S. Karger-Verlag, Basel, New York.

Fischer, E. (1901): Das Primordialcranium von *Talpa europaea*. — Bergmann, Wiesbaden.

Fischer, E. (1903): Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels. — Z. Morph. Anthrop. 5: 383—414.

Fischer, E. (1905): On the primordial cranium of *Tarsius spectrum*. — Proc. K. ned. Akad. Wet. 8: 397—400.

Frei, H. (1938): Das Primordialcranium eines Fetus von *Avahis laniger* mit 39 mm Kopf-Rumpflänge. — Med. Diss. Bern.

Frick, H. (1954): Die Entwicklung und Morphologie des Chondrocraniums von *Myotis* Kaup. — Thieme-Verlag Stuttgart.

Frick, H. (1960): Über die Variabilität der praebasialen Kyphose bei Pavianschädeln. — Z. Anat. Entw. gesch. 121: 446—454.

Froe, A. de & J. H. Wagenaar (1935): Die Bedeutung des Porus crotaphitico-buccinatorius und des Foramen pterygospinosum für Neurologie und Röntgenologie. — Fortschr. Geb. Röntgenstr. 52: 64—69.

Galanski, M. & P. E. Peters (1986): Tumoren und tumorähnliche Läsionen der Schädelbasis. — In Schinz: Radiologische Diagnostik in Klinik und Praxis. 7 Aufl. Bd. V, T. 1. Thieme-Verlag, Stuttgart.

Gaupp, E. (1902): Über die Ala temporalis des Säugetierschädels und der Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel. — Anat. Hefte 19: 159—230.

Grimm, J. (1939): Schädelproportionen und absolute Größe in der Primatenreihe. — 1. Teil, Rassenkunde 9: 6—26; 2. Teil, 9: 103—131.

Gross, J. (1893): Über das Foramen pterygospinosum (Civini) und das For. crotaphitico-buccinatorium (Hyrtl). — Anat. Anz. 8: 321—348, 651—663.

Grube, D. & W. Reinbach (1976): Das Cranium eines menschlichen Embryo von 80 mm Sch. St. Länge. Zur Morphologie des Craniums älterer menschlicher Feten III. — J. Anat. Embr. 149: 183—208.

Gruber, W. (1859): Beiträge zur Anatomie des Keilbeines und Schläfenbeines. — Mém. Acad. Sci. St. Petersb. 7. Ser. Bd. 1 Nr. 3.

Gruber, W. (1859): Beiträge zur Anatomie des Keilbeines und Schläfenbeines. — Mém. Acad. Sci. St. Petersb. 7. Ser. Bd. 1 Nr. 4.

Hauschild, R. (1937): Rassenunterschiede zwischen negriden und europiden Primordialcranien des 3. Fetalmonats. — Z. Morph. Anthrop. 36: 215—279.

Haussen, H. v. (1931): Über die relative Lage des Kiefergelenkes am Schädel der Primaten. — Z. Morph. Anthrop. 29: 465—497.

Henckel, K. O. (1927a): Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels. — Z. Morph. Anthrop. 26: 365—383.

Henckel, K. O. (1927b): Das Primordialkranium der Halbaffen und die Abstammung der höheren Primaten. — Verh. anat. Ges. 36: 108—116.

Henckel, K. O. (1928a): Studien über das Primordialkranium und die Stammesgeschichte der Primaten. — Morph. Jb. 59: 105—178.

Henckel, K. O. (1928b): Das Primordialkranium von *Tupaia* und der Ursprung der Primaten. — Z. Anat. Entw.gesch. 86: 204—227.

Henle, J. (1871): Handbuch der Knochenlehre. 3. Aufl. — Vieweg, Braunschweig.

Herbert, I. (1983): Beitrag zur Craniogenese von *Macaca*, Blyth 1875. — Europaeische Hochschulschriften Reihe 7 Medizin: Abt. D, Allgem. Med. 25: 1—78.

Hertwig, O. (1906): Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. 3, Teil 2. — G. Fischer, Jena.

Hochstetter, F. v. (1940): Über die Taenia interclinoidea, die Commissura alicochlearis und die Cartilago supracochlearis des menschlichen Primordialcraniums. — Morph. Jb. 84: 220—243.

Hochstetter, F. v. (1942): Über die harte Hirnhaut und ihre Fortsätze bei den Säugetieren. — Akad. d. Wiss., Wien. Mathem. Naturw. Klasse. Denkschriften 106. Bd. 2: 1—113.

Hofer, H. (1954): Die cranio-cerebrale Topographie bei den Affen und ihre Bedeutung für die menschliche Schädelform. — Homo 5: 4—24.

Hofer, H. (1957): Zur Kenntnis der Kyphosen des Primatenschädels. — Verh. anat. Ges. 54.

Hofer, H. (1958): Vergleichende Beobachtungen über die cranio-cerebrale Topographie von *Daubentonia madagascariensis* (Gmelin 1788). — Morph. Jb. 99: 26—64.

Hofer, H. (1960): Studien zum Problem des Gestaltwandels des Schädels der Säugetiere, insbesondere der Primaten. I. Die medianen Krümmungen des Schädels und ihre Erfassung nach der Methode von Landzert. — Z. Morph. Anthrop. 50: 299—316.

Hofer, H. (1963): Studien zum Problem des Gestaltwandels des Schädels der Säugetiere, insbesondere der Primaten. II. Über die Kyphosen fetaler und neonataler Primatenschädel. — Z. Morph. Anthrop. 53: 29—52.

Hovelaque, A. & M. Virenque (1913): Les formations aponeurotiques de la région ptérygo-maxillaire chez l'homme et chez quelques mammifères. — C. r. de l'ass. Anat.: 51—59.

Hyrtl, J. (1862): Über den Porus crotaphitico-buccinatorius beim Menschen. — Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien. Nat. math. Kl. 46, 1: 111—115.

Iwata, S. (1930): Foramen pterygo-spinosum und Foramen crotaphitico-buccinatorium. — Zyúzenkai zassi 35.

Jakoby, M. (1894): Ein Beitrag zur Kenntnis des menschlichen Primordialcraniums. — Arch. mikrosk. Anat. Entw. Mech. 44: 61—86.

James, T. M., R. Presley & F. L. D. Steel (1980): The foramen ovale and sphenoidal angle in Man. — Anat. Embryol. 160: 93—104.

Jewett, C. H. (1920): Teleroentgenolography of the sella turcica with observations on one hundred normal cases. — Am. J. Roentgen. 7: 352—355.

Kanagasuntheram, R. & C. V. Kanan (1962): The chondrocranium of a 19 mm cr. length embryo of *Galago senegalensis.* — Acta zool. 45: 107—121.

Kernan, J. D. (1916): The chondrocranium of a 20 mm human embryo. — J. Morph. 27: 605—645.

Keyes, J. E. L. (1935): Observations on four thousand optic foramina in human skulls of known origin. — Arch. Ophthalmol. 13: 538—568.

Kollmann, J. (1907): Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen. — Fischer, Jena.

Kummer, B. (1952): Untersuchungen über die Entstehung der Schädelbasisform bei Mensch und Primaten. — 50. Vers. anat. Ges., Marburg: 122—126.

Lang, J. (1977): Structure and postnatal organisation of heretofore univestigated and infrequent ossifications of the sella turcica region. — Acta. anat. 99: 121—139.

Lang, J. (1979): Os suprapetrosum. — In: Lanz-Wachsmuth, Praktische Anatomie, 1. Bd., Teil 1 B.

Lange, B. (1926): Studien an median-sagittalen Schädeldiagrammen verschiedener Menschenrassen. — Anat. Anz. 62: 193—227.

Le Double, A. J. (1903): Traité des variations des os du crâne de l'homme. — Vigot, Paris.

Leimgruber, Ch. (1939): Le crâne primordial d'un embryon de *Centetes ecaudatus.* — Biomorphosis 1: 545—585.

Levi, G. (1900): Beitrag zum Studium der Entwicklung des knorpeligen Primordialcranium des Menschen. — Arch. mikrosk. Anat. 55: 348—414.

Lewis, H. (1920): The cartilagineous skull of a human embryo twenty-one millimetres in length. — Contr. Embryol. 9, Nr. 39: 9—324.

Lowenstein, J. M. & A. L. Zihlman (1984): Human evolution and molecular biology. — Persp. Biol. Med. 27: 611—622.

Macklin, C. C. (1914): The skull of a human fetus of 40 mm. — Am. J. Anat. 16: 317—426.

Macklin, C. C. (1921): The skull of a human fetus of 43 mm greatest length. — Contr. Embr. 10, Nr. 48: 57—103.

Martin, H. O. (1941): Sella turcica und Konstitution. — Thieme-Verlag, Leipzig.

Martin, R. & K. Saller (1959): Lehrbuch der Anthropologie. Bd. II, Fischer-Verlag, Stuttgart.

Marx, H., W. Hesse & H. Nasmann (1947): Sella turcica und Hypophyse. — Klin. Wochenschr. 24/25: 299.

Matthies, V. (1987): Die Belastung des Jochbogens von *Rattus norvegicus* und *Homo sapiens* recens unter den Gesichtspunkten der funktionellen Knochenanpassung. — Med. Diss. Köln.

Mödder, U. (1986): Nase, Nasennebenhöhlen und Parapharyngealraum. — In Schinz: Radiologische Diagnostik in Klinik und Praxis. 7. Aufl. V., 235—276.

Müller, D. (1981): Beitrag zur Craniogenese von *Saguineus tamarin*, Link 1795 (Platyrrhini, Primates). — Courier Forschungsinstitut Senckenberg 46: 1—100.

Müller, F. (1952): Die Bedeutung der Sellabrücke für das Auge. — Klin. Mbl. Augenheilkunde 120: 298—302.

Müller, F. & R. O'Rahilly (1980): The human chondrocranium of the embryonic period proper with particular reference to the nervous system. — Am. J. Anat. 159: 33—58.

Neiss, A. (1961): Über osteologische Details, die im Röntgenbild sichtbar, aber in der Anatomie wenig bekannt sind. — Anat. Anz. 110: 102—115.

Ortmann, R. (1980): Über Verspannungsstrukturen in der tiefen Gesichtsregion. — Dtsch. Z. Mund-Kiefer-Gesichts-Chir. 4: 238—246.

Ossenberg, N. S. (1976): Within and between race distances in population studies based on discret traits of the human skull. — Am. J. phys. Anthrop. 45: 701—716.

Patsch, J. (1956): Untersuchungen der Sella turcica bei tuberkulösen Erkrankungen. — Wien. Med. Wschr. 106: 522.

Pawlik, M. (1967): Über die Variabilität der präbasialen Kyphose bei der Gattung *Cercopithecus*. — Folia primatol. 5: 201—212.

Platzer, W. (1957a): Zur Anatomie der „Sellabrücke" und ihrer Beziehung zur A. carotis interna. — Fortschr. Geb. d. Röntgenstr. 87: 613—616.

Platzer, W. (1957b): Die Variabilität der A. carotis interna im Sinus cavernosus in Beziehung zur Variabilität der Schädelbasis. — Morph. Jb. 98: 227—243.

Psenner, L. B. (1966): Schädel. — In Schinz: Lehrbuch der Röntgendiagnostik Bd. III. Thieme-Verlag, Stuttgart.

Petit-Maire, N. (1971): Morphogénèse du crâne des Primates. — L'Anthropologie 75: 85—118.

Ramaswami, L. S. (1957): The development of the skull in the slender loris. — Acta zool. 38: 27—68.

Redlich, F. H. (1963): Röntgenologischer Erstnachweis des Os suprapetrosum (Meckel). — Fortschr. Geb. d. Röntgenstr. und d. Nuclearmedizin 98: 599—604.

Reinbach, W. G. (1963/65): Das Cranium eines menschlichen Feten von 93 mm Sch.-St. Länge. — Z. Anat. Entw.gesch. 124: 1—50.

Reinhard, W. (1957/58): Das Cranium eines 33 mm langen Embryos des Mantelpavians. — Z. Anat. Entw.gesch. 120: 427—455.

Riesenfeld, A. (1969): Head balance and brachycephalization. — Homo 20: 81—90.

Rosenberger, A. L. (1985): In favor of the Necrolemur-Tarsier hypothesis. — Folia primatol. 45: 179—194.

Roth, E. (1883): Beitrag zu den Merkmalen niederer Rassen am Schädel. — Arch. Anthrop. 14: 73—88.

Roux, G. H. (1947): The cranial development of certain Ethiopian insectivores and its bearing on the mutual affinities of the group *Suncus*. — Acta zool. 28: 165—397.

Sachs, L. (1978): Statistische Methoden und ihre Anwendungen. — Springer-Verlag, Berlin — Heidelberg — New York.

Saunders, S. R. & F. Popovich (1978): A family study of two skeletal variants: Atlas Bridging and Clinoid Bridging. — Am. J. phys. Anthrop. 49: 193—204.

Schneider, I. A. (1939): Sellabrücke und Konstitution. — Thieme-Verlag, Stuttgart.

Schultz, A. H. (1941): The relative size of the cranial capacity in Primates. — Am. J. phys. Anthrop. 28: 273—287.

Schultz, A. H. (1942): Conditions for balancing the head in Primates. — Am. J. phys. Anthrop. 29: 483—497.

Schultz, A. H. (1955): The position of the occipital condyles and of the face relative to the skull base in primates. — Am. J. phys. Anthrop. 13: 97—120.

Schultz, A. H. (1962): Metric age changes and sex differences in primate skulls. — Z. Morph. Anthrop. 52: 239—255.

Simon, K. H. (1981): Beitrag zur Craniogenese von *Callithrix jacchus* L. (Platyrrhini, Primates). — Courier Forschungsinstitut Senckenberg 45: 1—106.

Simons, E. L. & D. T. Rasmussen (1989): Cranial Morphology of *Aegyptopithecus* and *Tarsius* and the Question of the Tarsier-Anthropoidean Clade. — Am. J. phys. Anthrop. 79: 1—23.

Sitt, W. (1943): Zur Morphologie des Primordialcraniums und Osteocraniums eines Embryos von *Rhinolophus rouxii* von 15 mm Sch. St.-Länge. — Morph. Jb. 88: 268—342.

Smith, St. P., S. M. Wolpert, A. Sadoghi-Nejad & B. Senior (1986): Value of computed tomographic scanning in patients with growth hormon deficiency. — Pediatrics 78: 601—605.

Smit-Vis, J. H. (1981): Growth control of the cranial base. A study with experimentally bipedal rats. — Anat. Anz. 149: 455—470.

Smit-Vis, J. H. (1983): Growth control of the cranial base. A study with experimentally bipedal rats. — Anat. Anz. 155: 97—110.

Spatz, W. (1964): Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese des Craniums von *Tupaia glis* (Diard 1820). — Morph. Jb. 106: 321—416.

Spee, F. Graf v. (1896): Keilbein. — In: Hdb. d. Anatomie I, 1. Hrsg. von K. v. Bardeleben. Fischer-Verlag, Jena.

Stadtmüller, F. (1936): Kranium und Visceralskelett der Säugetiere. Bd. IV. — In: Hdb. der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Hrsg. Bolk, L., Göppert, E., Kallius, E. & W. Lubosch. Urban und Schwarzenberg. Berlin u. Wien.

Starck, D. (1943): Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Chiropterencraniums. Das Chondrocranium von *Pteropus semindus*. — Z. Anat. Entw.gesch. 112: 588—633.

Starck, D. (1953): Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugetierschädels. — Z. wiss. Zool. 157: 169—219.

Starck, D. (1960): Das Cranium eines Chimpansenfetus (*Pan troglodytes* (Blumenbach 1799) von 70 mm Sch.St.Länge, nebst Bemerkungen über die Körperform von Chimpansenfeten. — Morph. Jb. 100: 559—647.

Starck, D. (1961): Ontogenetic development of the skull of primates. — In: International Colloquium on the Evolution of Mammals. Kon. Vlaamse Acad. Wétensch. Part I: 205—214. Brüssel.

Starck, D. (1962): Das Cranium von *Propithecus* spec. — Bibliotheca primatol. 1: 163—196.

Starck, D. (1965): Embryologie. — Thieme, Stuttgart.

Starck, D. (1967): Le crâne des Mammifères. — In: Traité de Zoologie 16, Part 1: 405—549. Ed. P. Grassé. Masson, Paris.

Starck, D. (1973): The skull of the fetal chimpanzee. 1—33. — In: G. W. Bourne, ed.: The Chimpanzee Vol. 6. S. Karger, Basel, New York.

Starck, D. (1979): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 2. — Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Stark, L. & E. Weber: (1961): Die Osteome der Schädelbasis. — Zentbl. Neurochirurgie 21: 126—144.

Veit, O. (1947): Über das Problem Wirbeltierkopf. — Thomas, Kempen.

Velhagen, K. (1934): Sellabrücken. — Arch. Augenheilk. 108: 559—564.

Vogel, Ch. (1966): Morphologische Studien am Gesichtsschädel catarrhiner Primaten. — Bibliotheca primatol. 4: 1—226.

Vogel, Ch. (1969): Funktionelle und phylogenetische Aspekte der Morphologie des Schädels höherer Primaten, einschließlich der Hominiden. — Z. Morph. Anthrop. 60: 242—262.

Voit, M. (1909): Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen. — Anat. Hefte 38: 425—616.

Voit, M. (1919): Die Abducensbrücke beim Menschen, ein Rest der primären Schädelwand. — Anat. Anz. 52: 36—41.

Wegener, R. N. (1920): Das Ligamentum spheno-petrosum (Gruber), Abducensbrücken und homologe Gebilde. — Anat. Anz. 53: 161—175.

Wood-Jones, F. (1930/31): The non-metrical morphological characters of the skull as criteria for racial diagnosis. Part I. General discussion of the morphological characters employed in racial diagnosis. — J. Anat. 65: 179—195.

Wood-Jones, F. (1934): The non-metrical morphological characters of the skull as criteria for racial diagnosis. Part IV. The non-metrical morphological characters of the Northern Chinese skull. — J. Anat. 68: 96—108.

Wünsch, D. (1975): Zur Kenntnis der Entwicklung des Craniums des Koboldmaki, *Tarsius bancanus bancanus* Horsfield 1821. — In: Beiträge zur Kenntnis des Primatencraniums 4: 1—117. Selbstverlag d. Zentr. d. Morphol., Dr. Senckenberg. Anatom. Institut Frankfurt a. M.

Youssef, E. H. (1962): The development of the auditory capsule in a 34 mm human embryo. — J. Egypt. med. Ass. 45: 751—765.

Youssef, E. H. (1964): The development of the skull in a 34 mm human embryo. — Acta anat. 57: 72—90.

Zeller, U. (1983): Zur Ontogenese und Morphologie des Craniums von *Tupaia belangeri* (Tupaiidae, Scandentia, Mammalia). — Med. Diss. Göttingen, 1—308.

Zihlman, A. L. & D. L. Cramer (1978): Skeletal differences between pygmy (*Pan paniscus*) and common chimpanzee (*Pan troglodytes*). — Folia Primatol. 29: 86—94.

Zuckerkandl, E. (1899): Zur Anatomie von *Chiromys madagascariensis*. — Denkschr. math. nat. Kl. Wien 68: 89—200.

Dr. Ulrich Demmel, akadem. Oberrat, Dr. Rolf Ortmann, Prof. emerit., Anatomisches Institut der Universität zu Köln, Joseph-Stelzmann-Str. 9, D-50931 Köln.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 1—2	S. 123—124	Bonn, Juni 1993

Buchbesprechungen

Institut für Papageienforschung (1992): *Grundfragen der Papageienhaltung.* — Schriftenreihe für Papageienforschung und -schutz 2, 111 S. IPF, Oberhausen.

In der Einleitung erfährt der Leser, daß, wer noch keinen Papagei besitzt, sich auch künftig keinen anschaffen sollte. Für die hunderttausenden Papageien, die bereits in der Obhut des Menschen leben, gibt das Werk aber dennoch Auskunft zur Haltungspraxis und Ernährung. Neben Generellem zur Biologie der Vogelgruppe sind Gesetzesgrundlagen der Papageienhaltung und -vermarktung, artgemäße Unterbringung, Ernährung und die wichtigste Literatur zusammengestellt. Dieser allgemeine Teil ist ein ausführliches Übersichts- und Nachschlagewerk, das dem interessierten Papageienhalter bestens zu empfehlen ist.

Im speziellen Teil sind die handelsrelevanten Arten nochmals mit Besonderheiten in ihrer Biologie, Haltungsansprüchen und Ernährung besprochen. Als wichtig sind hier genaue Angaben zu Raum- und Klima-Ansprüchen einzelner Arten hervorzuheben. Bedauerlicherweise weist dieser Artenteil ein Manko auf. Die Arten sind zu Unterfamilien zusammengefaßt und ein Index zum raschen Auffinden der einzelnen Arten fehlt. So mancher Leser ohne Spezialkenntnisse der genauen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Vogelgruppe wird hier überfordert.PAGE2

Leider vermittelt die Lektüre des Büchleins an manchen Stellen den Eindruck, daß es nicht für, sondern gegen die Papageienhaltung geschrieben wurde. R. van den Elzen

Weidner, H. (1993): *Bestimmungstabellen der Vorratsschädlinge und des Hausungeziefers Mitteleuropas.* Mit einem Beitrag von Gisela Rack (Acari). 5. überarbeitete und erweiterte Auflage, 220 Abbildungen im Text und 4 Tafeln. G. Fischer, Stuttgart, Jena, New York. ISBN 3-437-30703-7.

Das bekannte Standardwerk, das mithin auf eine 56jährige Geschichte zurückblicken kann, liegt nun in einer weiter verbesserten, aktualisierten und deutlich erweiterten (von 251 auf 328 Seiten) Form vor. Besonders hervorzuheben ist zunächst eine neu aufgenommen, sehr ausführliche Tabelle zur Determination von an Zimmerpflanzen saugenden Arthropoden (Spinnmilben, Thripsen und Homopteren), die sich vornehmlich an den Schadbildern orientiert und somit auch entomologisch nur selten erfahrenen Pflanzenliebhabern Auskunft über den Befall ihrer Pfleglinge geben kann. Ebenfalls nach Schadbildern aufschlüsselnd und mit vielen Schwarzweißfotos illustriert ist ein neuer Abschnitt über Insektenschäden an Bau- und Werkholz. Wie schon in anderen Auflagen ist das Kapitel über Milben von der bekannten Acarologin G. Rack überarbeitet und nun im Umfang verdoppelt worden. Dabei nehmen insbesondere die hervorragenden, sehr detailgetreuen Abbildungen im neuen Kapitel über nicht blutsaugende, sondern „nur" lästige Milben einen weiten Raum ein. Hier überfordert das Werk aber möglicherweise den Adressatenkreis, von dem „eingehende entomologische Kenntnisse nicht vorausgesetzt werden". 0,25 bis 0,7 mm messende Minutien dürften dem Bearbeiter schon einige Anforderungen abverlangen, der neben guter optischer Ausrüstung auch ein Wissen darüber haben muß, wo diese Tiere überhaupt zu finden sind. So dürften nur wenige Spezialisten Nutzer dieser Tabelle sein. Für weniger Spezialisierte sind andere Erweiterungen sehr nützlich, insbesondere um die Determination zu untermauern oder ganz allgemein das Wissen über die aufgefundene Tierart zu erweitern. So finden sich nunmehr durchgehend zu jeder Art einige in petit gedruckte Zeilen an „Hintergrundinformation", die allerdings beim neu aufgenommenen Steinmarder eher antiquiert ausfallen, da er „... als Geflügelmörder und Obstdieb gefürchtet..." sein soll. Auch zum immerwährenden Problem der Nomenklatur wäre einiges anzumerken. Grundsätzlich auf hochaktuellem Stand, was z. B. die umfangreichen Änderungen innerhalb der Moderkäfer beweist, findet sich bei den Laufkäfern z. B. immer noch *Pterostichus vulgaris* (L.) (= auct. nec Linné), womit *Pt. melanarius* (Illiger) gemeint ist, oder im Säugetier-Kapitel die Ährenmaus als Nominatrasse von *Mus musculus*, obwohl sie heute allgemein als distinkte Art (*Mus spicilegus*) aufgefaßt wird.

Diese Marginalien leisten aber dem hervorragenden Gesamteindruck des Buches keinerlei Abbruch. Insbesondere die reichhaltige Illustration der Bestimmungsschlüssel macht diese auch für mit der Materie wenig vertraute Personen brauchbar. Schadinsekten an Zimmerpflanzen und in Möbeln und Bauholz können mittels der neuen Tabellen zuverlässig angesprochen werden. Somit ist das Werk nicht nur für professionelle Schädlingsbekämpfer unverzichtbar, sondern auch für alle, die an der Tierwelt im unmittelbaren Umfeld des Menschen interessiert sind, ein ausgezeichnetes Bestimmungs- und Nachschlagewerk. Th. Wagner

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 53113 Bonn.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&" an Stelle von „und". Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.

Eisentraut, M. & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.

Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

[English version in the next number]

Bonner zoologische Beiträge
Band 44, Heft 1—2, 1993

INHALT

El género *Pachyloidellus* Müller, 1918 (Opiliones, Gonyleptidae, Pachylinae)
L. E. Acosta 1

The defensive secretions of *Pachyloidellus goliath* (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae)
L. E. Acosta, T. I. Poretti & P. E. Mascarelli 19

The genus *Roederiodes* Coquillett, 1901 (Diptera, Empididae: Clinocerinae) in Europe, with descriptions of four new species
R. Wagner & B. Horvat 33

Key to the genera of Oriental cassidine beetle larvae feeding on *Ipomoea* with description of a new species of *Sindia* (Coleoptera, Chrysomelidae)
L. N. Medvedev & Y. M Zaitsev 41

Der Artenkreis *Corynoptera concinna* (Winnertz, 1867) (Diptera, Sciaridae)
W. Mohrig 47

Beobachtungen zum Aggressionsverhalten männlicher Blaustirnamazonen (*Amazona aestiva*) unter Volierenbedingungen
W. Lantermann 57

Lautäußerungen von *Parus fasciiventer* in Zentralafrika (Aves: Paridae)
B. Schottler & F. Henning 63

Die Häufigkeitsverteilung einiger Schädelbasisvarianten im Primatenstamm
U. Demmel & R. Ortmann 69

Buchbesprechungen 123

This journal is printed on acid-free paper.

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
LIBRARIES

Band 44, Heft 3—4, 1993 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-53113 Bonn.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 22,50 DM je Heft bzw. 90,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-53113 Bonn.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 53111 Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3—4	S. 125—131	Bonn, Dezember 1993

On a green pigment in the blood-serum of subadult lacustrine *Galaxias* (Pisces; Galaxiidae)

Klaus Busse

Abstract. A green pigment was discovered in the serum of the almost colourless blood of subadult specimens of *Galaxias maculatus*. It is no longer present in adults which have red blood with haemoglobin-filled erythrocytes. The pigment probably is a large molecule with a strong negative charge functioning in transport of respiratory gases. Similarities with and differences from other fish species lacking haemoglobin or with haemoglobin in addition to non-red blood pigments are discussed.

Key words. Green blood, green plasma pigment, juvenile blood, green-blooded fishes, haemoglobinless fishes, Galaxiidae, *Galaxias maculatus*.

Introduction

During electrophoretic studies of the blood of galaxiids in southern Chile, a striking phenomen was noticed: the blood of subadult stages of lacustrine *Galaxias maculatus* (the name "*maculatus*" is used with reservation; see Busse & Campos 1987) is nearly colourless, while the separated blood serum is light green (Busse 1991).

Colourless blood has been known for more than 60 years from the so-called "ice fishes" or "bloodless fishes" in Antarctic waters. However, it failed to attract the attention of biologists until it was reported by Ruud (1954) in the notothenioid fish family Channichthyidae endemic to Antarctic waters (see also Andriashev 1965: 527). Apart from channichthyids with no haemoglobin, other Antarctic fishes with a moderate to extreme reduction in haemoglobin were studied by some authors with respect to the blood cells, haemoglobin contents and physiological as well as systematic implications (Ruud 1958, Martsinkevitch 1958, Tyler 1960, Kooyman 1963, Andriashev 1963, 1965). Recently the blood of several Antarctic fish species has been examined extensively by different authors in its varying degrees of reduction of the amount of haemoglobin, oxygen affinities (i. e. Bohr and Root effects) and other blood parameters (di Prisco 1988, di Prisco et al. 1988, 1990, 1991, Kunzmann 1991 a, b). They also show correlations of the blood properties with the specific physiological demands of ecological conditions. If there is haemoglobin, most species have more than one kind of it with different properties but some have only one (Kunzmann 1991, Kunzmann et al. 1992, D'Avino et al. 1992). No comment is made whether or not some non-red plasma pigment is present. In ice fishes there is at least no green plasma pigment (Kunzmann, pers. comm.).

Green blood serum is also known from fishes like *Clinocottus analis* (Fang & Bada 1988, 1990). Also the eel *Anguilla anguilla* has green blood-serum but in combination with normal haemoglobin bearing erythrocytes, so that the blood as a whole is red coloured at least in the post-larvae and adults.

Blood pigments other than red ones were described for some vertebrates like frogs (Barrio 1965) and reptiles (Greer & Raizes 1969, Mertens 1975).

The presence of a green plasma pigment representing the main protein fraction of the blood and virtually no haemoglobin seems to be new for vertebrates and is similar to the situation in some invertebrates.

Materials and Methods

Galaxiids were collected at Lago Riñihue (Prov. Valdivia, Chile) in March 1990 initially for serological comparison of adult specimens of different populations. During these studies it was noticed that the translucent larvae, which may attain a relatively large size compared with adults (Fig. 1), have virtually colourless blood. The blood of the larvae was sampled by heart puncture (Busse & Campos 1987), centrifuged and run electrophoretically in two different ways. The first one was performed with an agarose gel (Beckman): high resolution electrophoresis (HRE) of the Paragon system for clinical purposes, but slightly modified by using a small, self designed electrophoretic chamber for use in the field. Here individual samples were taken with a capillary tube, then sealed and centrifuged. After breaking the tube just at the interphase the supernatant could be directly applied to the gel. Since such small samples of one to few microliters are difficult to store, the rest had to be pooled for transport after freezing and keeping on dry ice. In the laboratory the samples were treated by the second method, an electrophoresis in a discontinuous gel of polyacrylamide (disc. electrophoresis or PAGE) and stained by Coomasie blue; see Busse & Campos (1987). Additionally samples of the green blood serum of the eel *Anguilla anguilla* were included in the study.

Results

After centrifugation the blood separates into two fractions. The bottom fraction, containing the cellular part, is smaller in subadult *Galaxias maculatus* than in adults and of a very faint yellow or orange colour, while the supernatant fraction is greater

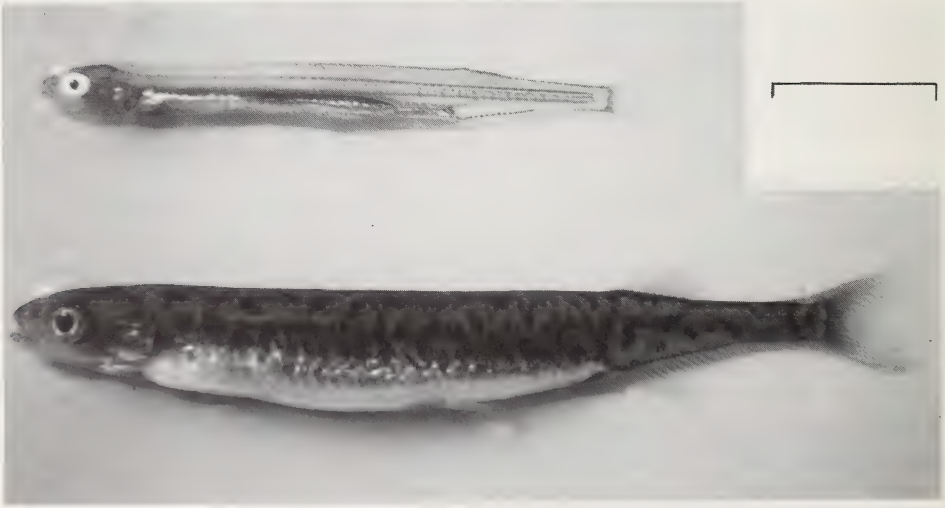


Fig. 1: Juvenile and adult specimen of lacustrine *Galaxias maculatus*. The adult is one of the few individuals surviving the first spawning season. Normally there is less size difference between adults and juveniles. Scale is 1 cm.

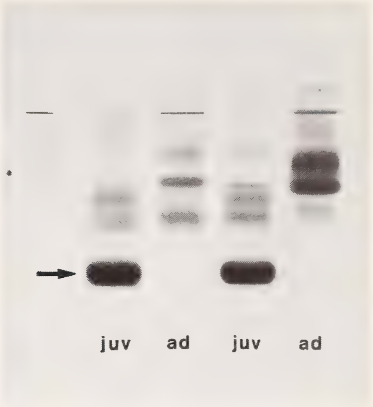


Fig. 2: Electropherograms (HRE, Paragon system) of the blood of juvenile lacustrine *Galaxias maculatus* alternating with adult ones (the last lane from a haemolytic sample). Only in juveniles the green pigment is detectable and represents the main protein fraction (arrow). As it runs far anodically it must be a protein with a strong negative charge. In some individuals it may form a double band.

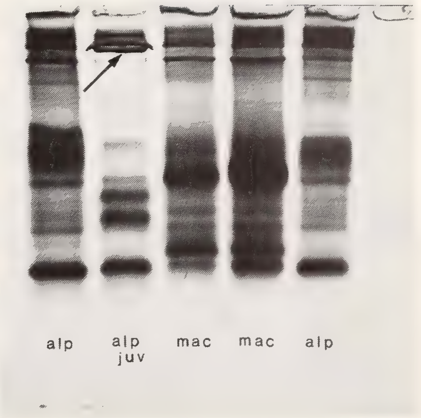


Fig. 3: Electropherogram (PAGE, disc. electrophoresis) of the blood serum of lacustrine and diadromous *Galaxias*. alp: adult specimens of lacustrine population; alp juv: juvenile specimens of lacustrine population; mac: adult specimens of diadromous population. The arrow indicates the position of the green chromoprotein. The band appears "empty", a common staining defect of too high concentrations. In the middle of this light area a narrow green band was visible before staining. This corresponds to the interface between the stacking gel and separating gel. Probably the protein is too large to enter the separating gel.

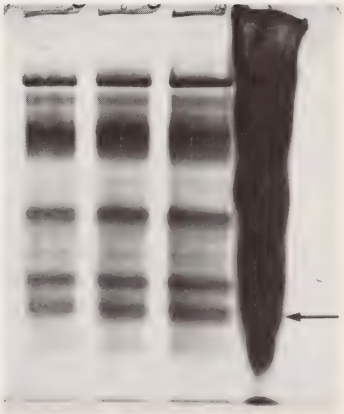


Fig. 4: Electropherogram as in fig. 3 but with blood serum of the eel *Anguilla anguilla* at different concentrations. The last lane (right) was overloaded by a factor of 10 to 20 times the amount of the first three. Only in the last lane the green pigment was visible before staining (arrow). Therefore in the former lanes the first heavier band (same level of the arrow) corresponds to the biliverdin bearing protein. According to its high mobility it must be a smaller molecule than the green pigment of *Galaxias*. According to its density relative to other bands it represents a smaller fraction than the galaxiids' chromoprotein.

and has a light transparent green colour. As these colours are to some extent complementary the whole blood appears colourless.

In the high resolution electrophoresis method (HRE) the green pigment formed the heaviest band due to its abundance and also was the fastest running fraction (Fig. 2). This indicates that this substance is a molecule with a high negative netcharge. In the second method, the polyacrylamide gel electrophoresis (PAGE), the green fraction failed to pass from the stacking part of the gel to its separating part. Therefore this green substance probably is a very large protein molecule (or a smaller molecule bound to a large protein molecule). It is too large to enter the pores of the mesh of the separating gel matrix. In the interface there is probably such a great antagonism among the electrostatic forces of the molecule in the electric field and the mechanical resistance that the gel is altered at this point and looks as if it was torn just on this spot, where the pigment accumulates as a very narrow green line. This narrowness makes the band clearly visible even before staining, because it is compressed into a small volume with resulting high concentration. A typical result of exceedingly high concentrations is that the band stains only on its borders, so that the middle appears empty (the concentration ratio versus stain density is far beyond its linearity range). This is evident in the electropherogram shown in fig. 3. In fig. 2 the lower concentration allowed full staining.

Another electrophoretic evidence is that some of the bands of the blood-serum of adult *Galaxias* (Busse & Campos 1987) are already present in the subadult or larval stage (Fig. 3). Therefore the juveniles may be recognized by means of their electrophoretic pattern as belonging to the lacustrine population. On the other hand, the green component of larval blood-serum disappears during metamorphosis, when red blood cells appear.

The eel's red-blooded post larval stage also bears a green serum pigment, which is biliverdin bound to a protein molecule. Its electrophoretic study (Fig. 4) showed much lower concentrations and a smaller size of the molecule than in *Galaxias maculatus* because it has no difficulties to enter the separating gel.

Discussion

In the translucent juvenile *Galaxias maculatus* neither vessels filled with red blood nor red gills are visible. However, nobody, including myself, concluded from this fact that they lack haemoglobin. Only when I extracted the blood it occurred to me that no haemoglobin was present.

Many questions arise about the nature and function of the green chromoprotein of juvenile *Galaxias maculatus*. Its similarities and differences to other blood pigments are discussed.

Some other fish species, like *Clinocottus analis* or the eel *Anguilla* (Fig. 4), also have a green plasma pigment: biliverdin bound to an albumin-like protein, as a stage in the catabolism for binding and transporting the tetrapyrrole moiety of degraded haemoglobin (Fang et al. 1988). The differences from *Galaxias* are the following: 1. In subadult *Galaxias* there is no haemoglobin as a probable source for haem catabolism. 2. Their green pigment is a much bigger molecule than bile-pigment compounds and occurs in much higher concentrations. 3. It disappears when haemoglobin is appearing at the adult stage.

These facts suggest a respiratory function of the larval green pigment, especially as it is replaced by erythrocytal haemoglobin in adults (Figs. 2 and 3). There is also a striking resemblance to chlorocruorin or even haemocyanin, but these respiratory pigments are only known from invertebrates, being also big molecules of the plasma (or haemolymph).

It has been argued that the loss of haemoglobin in the evolution of channichthyid fishes may be due to: 1. the low temperature of Antarctic waters, with the consequent high solubility of respiratory gases, and 2. the increased viscosity due to low temperature, which can be compensated by reducing the cellular part of the blood (see Kunzmann 1991 a, b, and references therein). This may to some extent also apply to galaxiids which live in cool and well oxygenated waters. The gas dissolving capacity of their environment (including the water of their own body fluids) must be lower, however, because it is not as cold as the Antarctic Seas. This difficulty may be compensated by a plasmatic gas transport pigment (like the green one), unless the galaxiids' small size by itself is not enough to make a gas transport pigment unnecessary.

The problem of gas transport is less critical the smaller an organism is and in fish in general it is less critical than in terrestrial vertebrates. Some fishes are highly capable of anaerobic metabolism. Under pathologic circumstances even a carp, *Cyprinus carpio*, can still be alive after having lost all its haemoglobin (Schlicher 1927, see also Demoll et al. 1936: 200).

Independently from the role the green pigment might have, it is also evident that larvae have less respiratory efficiency than adults. When oxygen content of water drops, larvae are the first to die.

Although the ontogeny of the blood of other galaxiids (e. g. *Brachygalaxias*) was not studied in detail, it is evident that, contrary to *Galaxias*, they have red blood even in the early stages of development. They live in little ponds and streams among vegetation, roots etc. This is completely different from the more pelagic shoals of *Galaxias maculatus*. In the lacustrine (or estuarine) environment there must be a selective pressure to remain as long as possible in an almost transparent larval condition, perhaps less visible for predators, so that the lack of haemoglobin may be part of the adaptive response. Moreover, it is interpreted as a compromise between the poorer gas carrying physiology and the chance of being as invisible as possible for potential predators. Indeed this larvae condition covers an important part of their life span. Sexual maturity, spawning and death commonly follow soon after metamorphosis in *G. maculatus*.

Acknowledgements

This work is part of a project supported by the "Gesellschaft der Freunde und Förderer des Museums Alexander Koenig" (FFMK), Bonn, to which I express my gratitude. I am indebted to Dr. Hugo Campos, Universidad Austral de Chile, who provided the facilities for the field work at the Limnological Station at Lago Riñihue, Chile, within a joint project on galaxiids. Dr. Jens Lehmann and Dr. Franz-Josef Stürenberg, Landesanstalt für Fischerei Nordrhein-Westfalen, Germany, kindly provided the eel blood samples and made critical remarks on the manuscript. For relevant literature and for their critical review of the manuscript I am indebted to Dr. Andreas Kunzmann, Center for Tropical Marine Ecology, Bremen, Germany, and to Dr. H. Campos. I also express my gratitude to Dr. Jürgen Nieder, Bonn, Dr. Rainer Hutterer, and Dr. Gustav Peters, from our Institute, for reviewing the manuscript. For providing interesting literature I am indebted to Dr. Lee-Shing Fang, Sun Yat-sen University, Kaohsiung, Taiwan.

Zusammenfassung

Es wurde ein grünes Pigment im Blutplasma der Jungfische von *Galaxias maculatus* entdeckt. Es handelt sich dabei um ein großes Proteinmolekül mit einer hohen negativen Nettoladung. Es wird die Hypothese aufgestellt, daß es sich um ein Atemgas-Transportpigment handeln könnte, welches nach der Metamorphose verschwindet und durch das Hämoglobin der Erythrocyten ersetzt wird. Es werden Ähnlichkeiten und Unterschiede zu anderen Fischen diskutiert, welche ebenfalls kein Hämoglobin haben, oder, sofern sie welches besitzen, zusätzlich andere Pigmente im Serum aufweisen.

Resumen

Un pigmento verde fué descubierto en la sangre casi incolora de peces juveniles de *Galaxias maculatus*. Debe ser una molécula grande de proteina con una carga altamente negativa. Puede tratarse de un medio de transporte de gases respiratorios, ya que después de la metamorfosis desaparece mientras aparecen los eritrocitos cargados de hemoglobina, que le dan el color rojo a la sangre del adulto. Se discuten semejamzas y diferencias con respecto a otros peces carentes de hemoglobina o, poseedores de pigmentos plasmáticos adidionalmente a la hemoglobina.

References

Andriashev, A. P. (1965): A general review of the Antarctic fish fauna. — In J. van Mieghem & P. van Oye (eds): Monographiae Biologicae 15: Biogeography and Ecology in Antarctica: 491—550.

Barrio, A. (1965): Cloricia fisiológica en batracios anuros. — Physis 25: 137—142.

Busse, K. (1991): Ichthyologie. In „Aus den Forschungsabteilungen". — Tier u. Museum 2: 94. (Brief note on the finding of a green pigment in galaxiid blood serum.)

Busse, K. & H. Campos (1987): Serological and other biological differences among diadromous and lacustrine *Galaxias maculatus*-like forms from Chile (Pisces: Galaxiidae). — Bonn. zool. Beitr. 38: 299—306.

D'Avino, R., A. Fago, A. Kunzmann & G. di Prisco (1992): The primary structure and oxygen-binding properties of the single haemoglobin of the high antarctic fish *Aethotaxis mitopteryx* De Witt. — Polar Biology 12: 135—140.

Demoll, R. & H. N. Maier (1936): Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas II B. Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. — Stuttgart: 1—340.

Fang, L.-S. & J. L. Bada (1988): A special pattern of haem catabolism in a marine fish, *Clinocottus analis*, with green blood plasma. — J. Fish Biol. 33: 775—780.

Fang, L.-S. & J. L. Bada (1990): The blue-green blood plasma of marine fish. — Comp. Biochem. Physiol. 97 B: 37—45.

Greer, A. & G. Raizes (1969): Green blood pigment in lizards. — Science 166: 392—393.

Kooyman, G. L. (1963): Erythrocyte analysis of some antarctic fishes. — Copeia 2: 458—459.

Kunzmann, A. (1991 a): Blutphysiologie hochantarktischer Fische. — Polarforschung 59: 129—139.

Kunzmann, A. (1991 b): Blood physiology and ecological consequences in Weddell Sea fishes. — Ber. Polarforsch. 91: 1—79.

Kunzmann, A., A. Fago, R. D'Avino & G. di Prisco (1992): Haematological studies on *Aethotaxis mitopteryx* De Witt, a high-Antarctic fish with a single haemoglobin. — Polar Biology 12: 141—145.

Martsinkewitch, L. D. (1958): Cell contents of blood of white blooded fishes (Chaenichthyidae) in the Antarctic. — Bull. Soviet Antarctic Exped. 3: 67—68 (in Russian).

Mertens, R. (1975): Skinke mit Greifschwänzen. — Salamandra 11: 33—38.

Prisco, G. di (1988): A study of hemoglobin in antarctic fishes: Purification and characterization of hemoglobins from four species. — Comp. Biochem. Physiol. 90 B: 631—637.

Prisco, G. di, B. Giardina, R. D'Avino, S. G. Condo, A. Bellelli & M. Brunori (1988): Antarctic fish hemoglobin an outline of the molecular nature and oxygen binding properties. II Oxygen binding Properties. — Comp. Biochem. Physiol. 90 B: 585—591.

Prisco, G. di, R. D'Avino, L. Camardella, C. Caruso, M. Romano & B. Rutigliano (1990): Structure and function of Hemoglobin in Antarctic fishes and evolutionary implications. — Polar Biol. 10: 269—274.

Prisco, G. di, R. D'Avino, C. Caruso, M. Tamburrini, L. Camardella, B. Rutigliano, V. Carratore & M. Romano (1991): The biochemistry of oxygen transport in red-blooded Antarctic fishes. In: Prisco, G. di, B. Mresco & B. Tota (eds). Biology of Antarctic fish. — Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: 263—281.

Ruud, J. T. (1954): Vertebrates without erythrocytes and blood pigment. Nature 173: 848—850.

Ruud, J. T. (1958): Vertebrates without blood pigment; a study of the fish family Chaenichthyidae. — XV Int. Congr. Zool. 6 (32): 1—3.

Schlicher, J. (1927): Vergleichend-physiologische Untersuchungen der Blutkörperchenzahlen bei Knochenfischen. — Zool. Jahrb. allg. Zool. 43.

Tyler, J. C. (1960): Erythrocyte counts and hemoglobin determinations for two antarctic nototheniid fishes. — Stanford Ichthyol. Bull. 7: 199—201.

Dr. Klaus Busse, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3—4	S. 133—140	Bonn, Dezember 1993

Distribution of juvenile blennies (Pisces, Blenniidae) in small tide-pools: result of low-tide lottery or strategic habitat selection?

Jürgen Nieder

Abstract. The distribution of juvenile blennies in small tide-pools in southern Portugal was investigated. Young *Coryphoblennius galerita* (15—30 mm total length) were frequent: approximately 4 individuals per 1000 cm^2 of surface were counted in inhabited tide-pools, which were on an average larger, deeper and containing more algae cover than uninhabited tide-pools (minimum water volume: 0,23 litres). Larger tide-pools contain more and larger specimens, but are relatively less densely populated.

Countings in identical tide-pools on successive days suggest considerable inter tide-pool movement of juvenile *C. galerita*, but tide-pool fidelity was also observed. It is suggested that both strategies are of adaptive value in the intertidal habitat. *C. galerita*, *Lipophrys pholis* and *Lipophrys pavo* were the only fish found in small tide-pools (maximum water volume: 47 litres).

Key words. Pisces, juvenile Blenniidae, *Coryphoblennius galerita*, *Lipophrys pholis*, tide-pools, habitat preference, Algarve, Portugal.

Introduction

Most of the approximately 300 species of the family Blenniidae live in the rocky littoral zone of the world's oceans. 13 species are known to occur on the Atlantic coast of Portugal (Albuquerque 1956, Almeida et al. 1980, Almeida & Gomes 1978, Zander 1987).

Two of these species (*Coryphoblennius galerita* and *Lipophrys pholis*) inhabit the upper littoral tidal zone on the Portugese coast (Arruda 1979, 1990) and can easily be found in tide-pools. Both species have interested marine biologists for some time. Literature on their biology is relatively abundant (among others: Fives 1980, Gibson 1972, Qasim 1957). The striking tidal activity rhythm of *C. galerita*, probably an adaptation to its "pseudo-amphibious" behaviour (Soljan 1932, Heymer 1982, Zander 1983, Louisy 1987), was described by Gibson (1970). The occurrence of *C. galerita* in tide-pools was qualitatively investigated by Almada et al. (1983) for Portuguese sites. The vertical distribution of *C. galerita* was measured quantitatively by Gibson (1972) for a site in Brittany (France), but the latter author found too few *C. galerita* for further analysis.

Some questions concerning the presence of *C. galerita* in tide-pools remain open: Do *C. galerita* select the tide-pools where they stay during low tide according to certain criteria (e. g. size of tide-pool)? What role do tide-pool fidelity and inter tide-pool movement play?

Material and methods

At the beach of Canavial (Praia do Canavial) east of Lagos (southern Atlantic coast of Portugal), 62 small tide-pools with a total surface of 38 417 cm² and a total volume of 115,23 litres were inspected during low tide in summer (July/August). Tide-pools of different size formed an irregular pattern on the surface of large, partly eroded limestone boulders that cover the eastern part of the beach just beneath the steep cliffs that form the coastline. Distances between tide-pools on each boulder varied from a few centimetres to some metres, but boulders were up to 50 metres apart. All the tide-pools examined were covered with water for approximately six hours during high tide and lay exposed for another six hours during low tide.

Inhabited tide-pools and tide-pools with no fish were irregularly distributed on the surfaces of the boulders. They were similarly exposed to the tide and, as most tide-pools were situated on the flat surfaces of the boulders, the sun.

The tide-pools were measured to the nearest cm (length and width) and 0,5 cm respectively (maximum depth). A photograph was taken of each tide-pool in order to allow subsequent measurements and assessment of algae cover. Tide-pool surfaces were simply calculated by multiplying length and width, volumes by multiplying surface and half of maximum depth (assuming this to be the approximate average depth).

Juvenile blennies in the tide-pools were caught, counted for each tide-pool, measured to the nearest 5 mm and released. Dense algae or *Mytilus* cover was searched in order to find hidden blennies. 24 of the above mentioned tide pools, situated on a single large boulder at the western end of the beach, were inspected on six successive days and all fish found in them were counted.

Juvenile *C. galerita* of tide-pools No. 44 and No. 62 were fixed in 4 % formalin and deposited at the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (Germany) for further investigation. Species names in this paper are used according to Zander (1987).

Results

Occurrence of juvenile blennies in tide-pools

Of the 62 tide-pools inspected, 23 contained blennies. 110 individuals were *C. galerita* (ranging from 15 to 30 mm total length), 2 were *L. pholis* (15 mm, 50 mm total length) and one specimen was relatively large *Lipophrys pavo* (60 mm). Other fish species could not be found.

Table 1 lists 23 tide-pools inhabited by blennies according to number of blennies and volume of tide-pools. size of inhabited tide-pools varies considerably (0,23 l to 46,5 l). 13 of 23 occupied pools contained thick algae mats, where juvenile blennies could hide. Average volume of water per individual, considering all tide-pools, is 4,4 l.

The number of blennies increases with size of tide-pools. Surfaces of tide-pools show a significant positive correlation with the number of blennies they contain (Spearman rank correlation coefficient: $r_s = 0,62$; $n = 23$, $P < 0,05$). Tide-pool volume and number of blennies have an even higher positive correlation (Spearman rank correlation coefficient: $r_s = 0,72$; $n = 23$; $p < 0,001$). Fig. 1 shows the relation between tide-pool surface and number of juvenile *C. galerita* found in occupied tide-pools. The comparison with expected blenny numbers on the basis of average density of blennies in occupied tide-pools (4,11 individuals/1000 cm² surface) illustrates that smaller pools tend to be more densely populated than larger ones (surface area >1000 cm²). The total surface of tide-pools without blennies amounted to

Table 1: Tide-pools inhabited by Blenniid fishes.

N	le cm	w cm	d cm	surface cm^2	volume	algae	gal 15 mm TL	gal 20 mm TL	gal 25 mm TL	gal 30 mm TL	gal total number	pho
7	16	10	6	160	0,48	80	1				1	0
57	21	15	4	315	0,63	40		1			1	0
30	18	14	5,5	252	0,69	0	1				1	0
33	25	15	4,5	375	0,84	0	1				1	0
46	22	19	4,5	418	0,94	60	1				1	0
3	33	25	5	825	2,01	0		1			1	1
54	50	20	5	1000	2,50	50	1				1	0
39	31	25	7,5	775	2,91	30	1				1	0
58	25	15	4,5	375	0,84	90	1	1			2	0
4	25	22	8	484	1,94	0	1		1		2	1
5	17	11	2,5	187	0,23	0	1	1	1		3	0
50	22	17	4	374	0,75	60	2	1			3	0
8	30	15	4,5	450	1,01	0	2	1			3	0
19	26	26	4,5	676	1,52	20	3				3	0
26	27	18	4	486	0,97	0	4				4	0
55	42	42	6	1764	5,29	90	3	1			4	0
44	25	25	4	625	1,25	80	5				5	0
6	40	35	3,5	1400	2,45	80	4	1			5	0
10	60	23	5,5	1380	3,80	0	4	2			6	0
45	40	40	9	1600	7,20	10	4	2			6	0
41	32	25	7	800	2,80	0	4		2	1	7	0
62	92	35	9	3220	14,49	100	6	6	1	4	17	0
38	133	70	10	9310	46,55	0	17	12	2	1	32	0
total				27251	102,09		67	30	7	6	110	2

N = number of tide-pool; le = length of tide-pool, w = width of tide-pool, d = depth of tide-pool; surface = approximate surface of tide-pool, volume = approximate volume of tide-pool (surface x ½ depth) in litres; algae = algae cover in %; gal = *C. galerita*; pho = *Lipophrys pholis*; pavo = *Lipophrys pavo*, TL = total length

11 166 cm^2. Given the average density of 4,11 blennies per 1000 cm^2 surface in the occupied tide-pools, all these "empty" pools combined should be expected to contain 46 blennies.

In comparison to pools with juvenile blennies, uninhabited pools are significantly more shallow ($P < 0,005$; $n = 62$, Welch test) and contain less water volume ($P < 0,05$; $n = 62$, Welch test). Large algae that could offer hiding places are rare (only 5 of 39 uninhabited tide-pools, see "algae cover" in Tab. 1, 2).

On the other hand, presence of algae cover in otherwise suited tide-pools fairly well predicts presence of juvenile blennies in a tide-pool (Cole's interspecific association coefficient: $C = 0,278$, see Lorenz 1992).

Inter tide-pool movement of blennies

When 24 tide-pools on a very large boulder at the western end of the beach were inspected on six successive days, only 6 of them contained blennies. The remaining 18 small tide-pools on that boulder were never occupied.

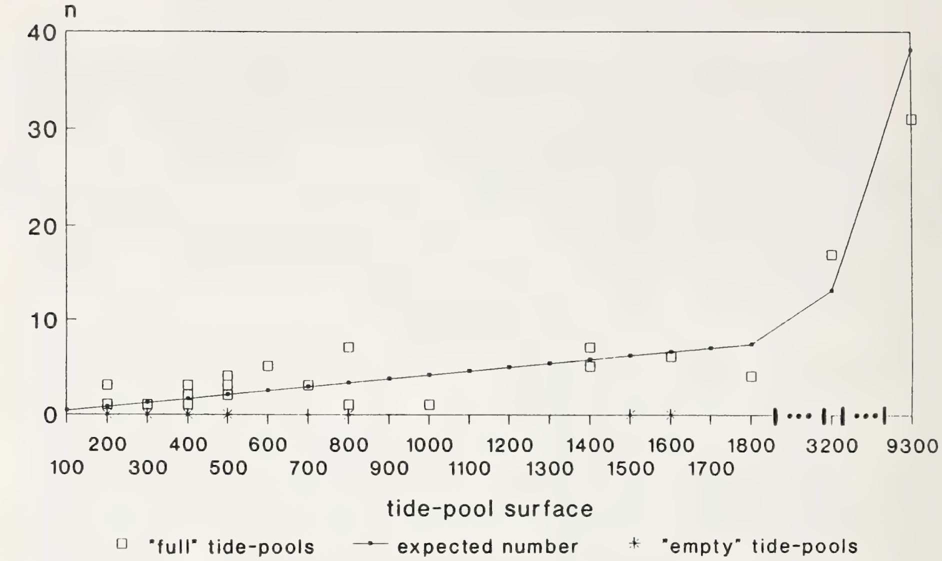


Fig. 1: Tide-pool surface (cm²) and numbers of *C. galerita* in tide-pools. Note that the rise in tide-pool surface is not proportional after 1800 cm². Expected number calculated as product of average number of blennies and surface area.

4 tide-pools were inhabited continuously, 2 with interruptions. Total number of blennies varied from 8 to 15 individuals. Occupation of a given tide-pool varied considerably. Between tides, individuals must have changed tide-pools. Those tide-pools which were never occupied showed typical characteristics of empty tide-pools as mentioned above.

Observations with snorkelling gear during high tide showed adult individuals (exceeding 60 mm total length) of *C. galerita* and *L. pholis* on the surface of the boulders which were searched during low tide. None of these fish were found during low tide in the tide-pools.

Discussion

Theoretically, intertidal fishes could simply find themselves caught in some water aggregation between the rocks. This kind of coincidental tide-pool settlement is improbable because small, shallow and bare tide-pools are in general not occupied by blennies and the uninhabited tide-pools do not contain the number of blennies that should be expected if surface area were responsible for the "gathering" of blennies. Furthermore tide-pools do not contain all the size-classes of blenniid fish active at high tide in the same area.

It must be concluded that tide -pools are indeed actively selected and tide-pool occupation by juvenile blennies is not a coincidental phenomenon. It seems likely that juvenile *Coryphoblennius galerita* decide against occupying small and shallow

Table 2: Tide-pools without blennies..

N	l cm	w cm	d cm	surface cm²	volume l	algae cover %
1	20	11	4	220	0,44	0
2	44	34	3	1 496	2,24	0
9	15	15	4,5	225	0,51	0
11	8	5	1	40	0,02	0
12	12	12	1,5	144	0,11	0
13	10	6	1	60	0,03	0
14	13	6	1	78	0,04	0
15	20	9	1	180	0,09	0
16	10	9	1	90	0,05	0
17	12	10	1	120	0,06	0
18	8	6	2	48	0,05	0
20	84	18	1,5	1 572	1,18	0
21	26	19	2	494	0,49	0
22	17	10	0,5	170	0,04	0
23	16	8	2,5	128	0,16	0
24	12	5	1	60	0,03	0
25	14	8	2	112	0,11	0
27	8	8	1	64	0,03	0
28	7	6	1,5	42	0,03	0
29	28	13	2	364	0,36	0
31	12	8	1,5	96	0,07	0
32	15	11	3	165	0,25	0
34	13	10	1	130	0,07	0
35	11	11	1	121	0,06	0
36	17	14	2	238	0,24	0
37	21	15	2	315	0,32	0
40	43	18	4	774	1,55	0
42	23	12	3	276	0,41	0
43	10	8	0,5	80	0,02	0
47	19	13	2	247	0,25	30
48	22	23	2	506	0,51	0
49	17	15	3,5	255	0,45	0
51	12	12	4	144	0,29	0
52	20	15	2	300	0,30	80
53	25	28	2	700	0,70	0
56	23	16	4	368	0,74	50
59	16	15	1	240	0,24	20
60	20	6	2	120	0,12	0
61	24	16	2,5	384	0,48	50
total				11 166	13,14	

N = number of tide-pool; le = length of tide-pool, w = width of tide-pool, d = depth of tide-pool; surface = approximate surface of tide-pool, volume = approximate volume of tide-pool (surface x ½ depth) in litres; algae = algae cover in %.

tide-pools with little cover offered by algae. The larger a tide pool is, the more (and larger, see table 1) blennies it is likely to contain. Bennett & Griffiths (1984) found a similar relationship between pool size and number of fish for South African rock-pools. In laboratory studies, Richkus (1981) found preference of a tide-pool fish for deeper potholes. The results of countings of blennies on successive days indicate that juvenile blennies frequently change the tide-pools they inhabit between low tides. Certain individuals stay for a number of days in the same tide-pool, but fluctuation on a local scale (between neighbouring tide-pools) and on a larger scale (between distant tide-pools on different boulders) must be considerable. The occurrence of relatively fewer but bigger individuals of *C. galerita* in larger tide-pools is possibly the result of intraspecific confrontations. In New Zealand intertidal fish Mayr & Berger (1992) observed how size predominantly affected contest outcome.

Obviously, a large tide-pool offers in general a safer refuge: temperature is more constant, and large pools are more difficult to exploit for predators such as sea-gulls. Consequently, active preference for large tide-pools should be of adaptive value to tide-pool fish. This means that tide-pool fish should move between rock-pools. During high tide this is obviously easy enough, and even during low tide *C. galerita* could be observed trying to crawl across the rock surface to another tide-pool. Migration between small tide-pools seems to be characteristic of juvenile *C. galerita* and *L. pholis* (Almada et al. 1983). Other tide-pool fish show a similar “exploration” behaviour together with a certain fidelity to particular pools (Beckley 1985, Marsh et al. 1978). As Richkus (1978) already suggested, such a dynamic explorational behaviour is possibly an adaptation to the rapidly changing, high-risk environment that tide-pools offer their inhabitants.

On the other hand, a certain “pool fidelity” may have evolved as a guarantee for finding safe cover (between algae, rock crevices etc.) during low tide (Bennett & Griffiths 1984). Inter tide-pool movement and pool fidelity should have found an evolutionary balance.

It would be rewarding to continue research on the question of tide-pool occupation by juvenile blennies on a wider spatial and temporal scale. The present investigation coincided with a phase of recruitment of juvenile *C. galerita*, as the commonness of very small individuals suggested. What is the situation like in other seasons? Ethological observations could confirm the hypotheses that intraspecific aggression between individuals (as observed in clinid fish by Marsh et al. 1978) is responsible for relatively less denser settlement of larger tide-pools which are occupied by larger individuals.

Obviously, a lot remains to be investigated in the small world of tide-pools.

Acknowledgements

I thank Prof. Dr. C. D. Zander, Hamburg and Dr. K. Busse, Bonn, for helpful comments. Thanks to an anonymous reviewer for critical and constructive remarks.

Zusammenfassung

Das Vorkommen juveniler Schleimfische (Pisces, Blenniidae: *Coryphoblennius galerita*, *Lipophrys pholis*, *Lipophrys pavo*) in Fluttümpeln an der Südküste Portugals bei Lagos wurde untersucht. Nicht von Blenniiden besetzte Fluttümpel waren im allgemeinen kleiner, flacher und ärmer an Versteckmöglichkeiten bietendem Algenbewuchs. In Wasseransammlungen von weniger als 0,23 l Volumen konnten keine Fische gefunden werden. Volumen und — in geringem Maße — Oberfläche der Fluttümpel waren signifikant positiv mit der Anzahl

juveniler Blenniiden korreliert. Die Verteilung juveniler *C. galerita* in Fluttümpeln zeigt, daß die Tiere mit einsetzender Ebbe aktiv Wasseransammlungen einer bestimmten Mindestgröße aufsuchen. Bei Überprüfungen von Fluttümpeln an aufeinanderfolgenden Tagen zeigte sich, daß juvenile Blenniidae bei Flut einerseits die Fluttümpel wechseln, andererseits eine gewisse Standorttreue zeigen. In ihrem wechselhaften Lebensraum dürfte ein bestimmtes Verhältnis zwischen beiden Verhaltensweisen die optimale Überlebensstrategie darstellen.

Literatur

Albuquerque, R. M. (1956): Peixes de Portugal e ilhas adjacentes. — Port. Acta Biol. (B) 5: 1—1104 Lisboa (1954—1956).

Almada, V., J. Dores, A. Pinheiro, M Pinheiro & R. S. Santos (1983): Contribuiçao para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces: Blenniidae). — Memórias do Museu do Mar, Serie Zoológica, 2, No. 24, Cascais, Portugal.

Almeida, A. J. & J. A. Gomes (1978): Quelques poissons nouveau pour la faune du Portugal. (Pisces: Apogonidae; Gobiidae; Blenniidae; Tripterygiidae). — Mem. Mus. Mar. 1 (2): 1—23.

Arruda, L. M. (1979): Specific composition and relative abundance of intertidal fish at two places on the Portuguese coast (Sesimbra and Magoito, 1977—1978). — Arq. Mus. Bocage, 2. a Série, 6 (20): 325—342.

Arruda, L. M. (1990): Population structures of fish in the intertidal ranges of the Portuguese coasts. — Vie Milieu 40: 319—323.

Beckley, L. E. (1985): Tide-pool fishes: recolonization after experimental elimination. — J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 85: 287—295.

Bennett, B. A. & C. L. Griffiths (1984): Factors affecting the distribution, abundance and diversity of rock pool fishes on the Cape peninsula, South Africa. — S. Afr. J. Zool. 19: 97—104.

Fives, J. M. (1980): Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland. XI. The biology of Montagu's blenny, *Coryphoblennius galerita* L. (Pisces), on the Connemara coast. — Proc. Roy. Irish Acad. Sect. B 80: 61—77.

Gibson, R. N. (1970): The tidal rhythm of activity of *Coryphoblennius galerita* (L.) (Teleostei, Blenniidae). — Anim. Behav. 18: 539—543.

Gibson, R. N. (1972): The vertical distribution and feeding relationships of intertidal fish on the Atlantic Coast of France. — J. Anim. Ecol. 41: 189—207.

Heymer, A. (19982): Le comportement pseudo-amphibie de *Coryphoblennius galerita* et *Blennius trigloides*. — Rev. fr. Aquariol. 9: 91—96.

Lorenz, R. J. (1992): Grundbegriffe der Biometrie. 3rd. ed. — Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, Jena, New York.

Louisy, P. (1987): Observations sur l'émersion nocturne de deux blennies méditerranéennes: *Coryphoblennius galerita* et *Blennius trigloides* ((Pisces, Perciformes). — Cybium 11: 55—73.

Marsh, B., T. M. Crowe & W. R. Siegfried (1978): Species richness an abundance of clinid fishd (Teleostei, Clinidae) in intertidal rock pools. — Zool. Afr. 13: 283—292.

Mayr, M. & A. Berger (1992): Territoriality and microhabitat selection in two intertidal New Zealand fish. — J. Fish Biol. 40: 243—256.

Qasim, S. Z. (1957): The biology of *Blennius pholis* L. (Teleostei). — Proc. Zool. Soc. Lond. 128: 161—208.

Richkus, W. A. (1978): A quantitative study of inter tide-pool movement of the woolly sculpin *Clinocottus analis*. — Mar. Biol. (Berlin) 49: 277—284.

Richkus, W. A. (1981): Laboratory studies of intraspecific behavioural interactions and factors influencing tide pool selection of the woolly sculpin (*Clinocottus analis*). — Calif. Fish Game 67: 187—195.

Soljan, T. (1932): *Blennius galerita* L., poisson amphibien des zones supralittorale et littorale exposées de l'Adriatique. — Acta Adriat. 2: 1—14.

Zander, C. D. (1983): Terrestrial sojourns of two Mediterranean blennioid fish (Pisces, Blennioidei, Blenniidae). — Senckenbergiana marit. 15: 19—26.

Zander, C. D. (1987): Blenniidae. — In: Whitehead, P. J. P., M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen & E. Tortonese (Eds.): Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. Paris.

Dr. Jürgen Nieder, Institut für Angewandte Zoologie, An der Immenburg 1, 53121 Bonn, Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3—4	S. 141—146	Bonn, Dezember 1993

Das Trojansche Klassifikationsschema emotionaler Intonation und seine Anwendung auf Totenkopfaffenlaute[1]

U. Jürgens

Abstract. Trojan's classification system of human emotional intonations and its application on squirrel monkey calls. — According to Trojan (1975), human emotional intonations can be characterized by three parameters: loudness, pitch and pharyngolaryngeal tension (strain). Loudness is correlated with the sound pressure level, as measured in dB. Pitch is correlated with the fundamental frequency as well as the quotient of energy in the higher frequency band against that in the lower frequency band. Strain is represented by the amount of non-harmonic energy in phonation. Each parameter expresses a specific emotional dimension. Loudness indicates the appellant character of an utterance, that is, the degree to which the caller wants to change the behaviour of the partner. Pitch expresses the degree of control the caller has on the situation; low pitch (chest register) indicates good control, that is, self-assertiveness; high pitch (head register) indicates low control, that is, external events rather than internal plans determine the behaviour. Strained voice — in contrast to the relaxed one — indicates an unpleasurable state. A panic utterance, for instance, is characterized by great loudness, high pitch, great strain. Emotionally, it has a strong appellant character — representing, in fact, a cry for help. It expresses a loss of control over the situation and, furthermore, signalizes an averse emotional state. Jubilating, on the other hand, is characterized by great loudness, high pitch, low strain. Again it has a strong appellant character: its aim is to invite others to join the jubilating person in its enthusiasm. The high pitch signalizes that the vocalizer feels overwhelmed by the event. The low strain indicates a non-aversive event. If situations in which squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) utter loud, high-pitched, strained calls or loud, high-pitched, unstrained calls or loud, low-pitched, unstrained calls etc. are compared with those in which humans produce emotional intonations with the same parameter constellation, a surprising correspondence in the emotional context is found. It is concluded that the vocal expression of emotion in humans has deep-reaching phylogenetic roots.

Key words. Emotional expression, prosody, vocalization, primates.

Aus kulturvergleichenden Untersuchungen ist bekannt, daß die Intonation, die beim stimmlichen Ausdruck bestimmter Emotionen verwendet wird, bei unterschiedlichen Kulturen sehr ähnlich ist. D. h. ein Amerikaner kann einen von einem Japaner wütend, ängstlich oder freudig gesprochenen Satz emotional richtig einordnen, auch wenn er kein Wort Japanisch kann und die Mimik des Sprechenden nicht sieht. Und das gleiche gilt umgekehrt (Beier & Zautra 1972). Diese transkulturelle Ähnlichkeit in der emotionalen Intonation spricht für eine genetische Grundlage solcher Äußerungen. Es stellt sich die Frage, wieweit diese genetischen Wurzeln in die Stammesgeschichte zurückreichen. D. h., wir wollen uns fragen, ob es Gemeinsamkeiten im stimmlichen emotionalen Ausdruck zwischen Affe und Mensch gibt.

---

[1]) Vortrag auf der 2. Arbeitstagung Säugetier-Bioakustik in Bonn.

Ich möchte mich zur Beantwortung dieser Frage eines von Trojan (1975) entwickelten Systems zur Klassifikation menschlicher emotionaler Intonationen bedienen. Trojan hat versucht, die emotionalen Intonationen durch 3 Gegensatzpaare zu charakterisieren: 1) Schonstimme — Kraftstimme; dieses Paar gibt an, wie laut oder leise gesprochen wird. 2) Bruststimme — Kopfstimme; hierin drückt sich aus, wie hell oder dunkel die Stimme klingt. 3) Rachenenge — Rachenweite; dies gibt an, wie gepreßt die Stimme klingt. Die 3 Gegensatzpaare bilden ein dreidimensionales Kontinuum, innerhalb dessen die verschiedenen Intonationen lokalisiert sind. Abb. 1 gibt tabellarisch acht Positionen innerhalb dieses Kontinuums wieder.

Jedem Gegensatzpaar ordnet Trojan eine emotionale Dimension zu. Durch das Schonstimme-Kraftstimme-Paar drückt sich aus, wie stark die Lautäußerung Appellcharakter hat, also eine aktive Reaktion vom Gegenüber erwartet wird. Durch das Gegensatzpaar Bruststimme-Kopfstimme drückt sich aus, wie selbstsicher bzw. Herr der Lage sich der Sprecher fühlt. Durch das Gegensatzpaar Rachenenge-Rachenweite, also den Grad des Gepreßtseins der Stimme, drückt sich aus, als wie unangenehm die augenblickliche Situation empfunden wird. Dementsprechend wird ein Angstschrei durch die Kombination Kraftstimme/Kopfstimme/Rachenenge repräsentiert, da er starken Appellcharakter hat (im Sinne eines Hilferufs), der Sprecher sich unsicher fühlt (Kopfstimme) und die Situation als unangenehm empfunden wird (gepreßte Stimme). Wütendes Schimpfen drückt sich ebenfalls in einer lauten Stimme aus, da es stark appellativen Charakter hat — versucht doch der Schimpfende Mitstreiter gegen die beschimpfte Person zu mobilisieren. Es wird mit gepreßter Stimme gesprochen, da die Situation als ärgerlich, also unangenehm, empfunden wird. Es wird im Gegensatz zur panischen Lautäußerung jedoch nicht in Kopf-, sondern Bruststimme gesprochen, weil das Schimpfen — als Ausdruck der Empörung — aus einer gewissen Selbstsicherheit heraus erfolgt, soll das Gegenüber doch eingeschüchtert werden. Wenn wir dagegen von der Kombination Kraftstimme/Kopfstimme/gepreßte Stimme (wie sie für den Angstschrei charakteristisch ist) zur Kombination Kraftstimme/Kopfstimme/nicht-gepreßte Stimme übergehen, haben wir die jubelnde Stimme vor uns, die ebenfalls als Kraftstimme starken Appellcharakter hat — stellt sie doch eine Aufforderung dar, in die Begeisterung des Jubelnden mit einzustimmen. Die Kopfstimme drückt aus, daß der Jubelnde, weggerissen von der Begeisterung, wohl etwas die Kontrolle über sich und die Umwelt verloren hat, also mehr von der Situation bestimmt wird als sie selbst bestimmt. Die nicht-gepreßte Stimme drückt aus, daß der Jubelnde die Situation nicht als unangenehm empfindet. Entsprechendes gilt für die fünf übrigen Kombinationen in Abb.1.

Wenn wir diese Klassifikation auf Affen übertragen wollen, stellt sich zunächst das Problem, wie wir die 3 Gegensatzpaare Schonstimme-Kraftstimme, Kopfstimme-Bruststimme, Rachenenge-Rachenweite in objektive Meßgrößen übersetzen können. Obwohl dieses Problem noch nicht vollständig gelöst ist, können wir doch in erster Annäherung das Gegensatzpaar Schonstimme-Kraftstimme mit dem physikalischen Parameter Schalldruckpegel erfassen, das Gegensatzpaar Kopfstimme-Bruststimme durch die Grundfrequenz bzw. bei nicht-harmonischen Lauten durch das Verhältnis nieder- zu höherfrequenter Energie, und was das Gegensatzpaar gepreßte Stimme-nicht-gepreßte Stimme betrifft, durch das Verhältnis geräuschhafter zu harmonischer Energie. Wenn wir unter diesen Voraussetzungen das Trojansche Schema auf

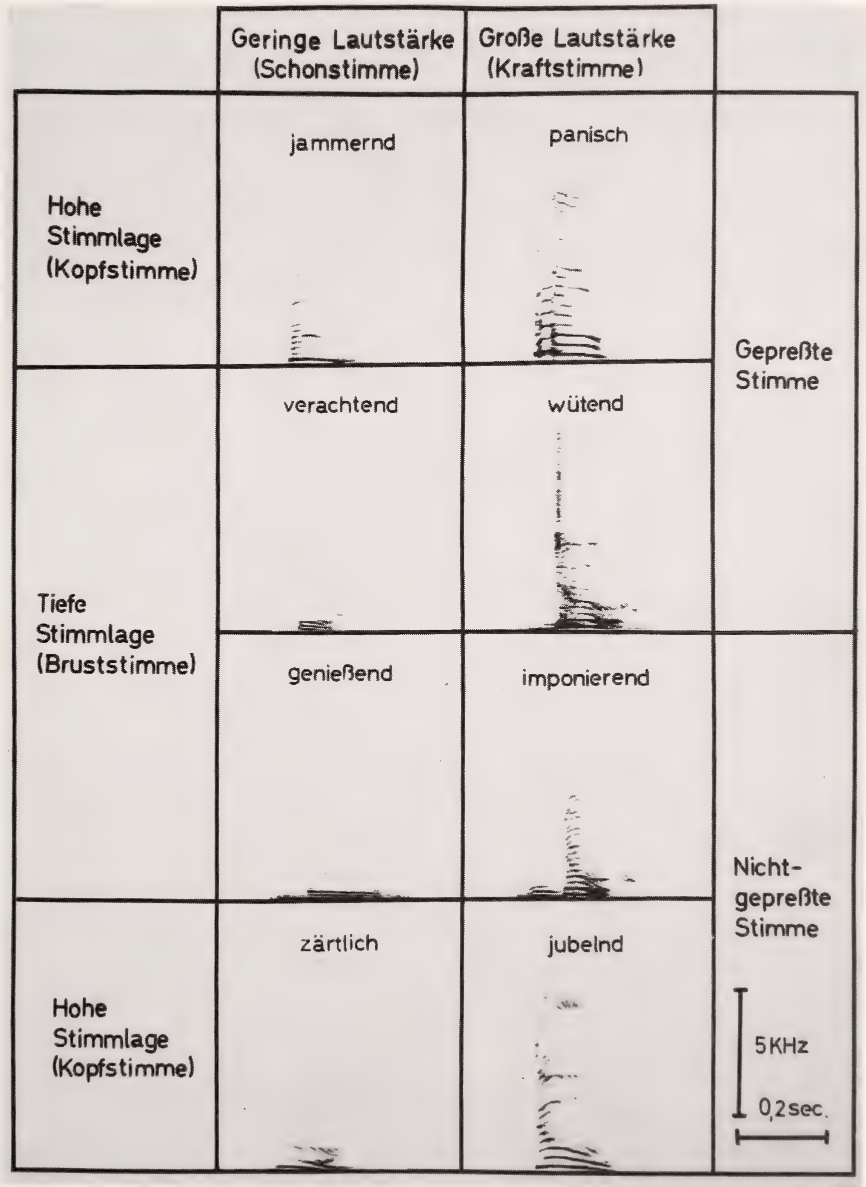


Abb. 1: Sonagramme des Wortes „Du" in acht verschiedenen Intonationen vom gleichen Sprecher gesprochen.

die Laute von Totenkopfaffen (*Saimiri sciureus*), unseren Versuchstieren, anwenden, ergibt sich folgendes Bild:

In der linken Spalte von Abb. 2 sind Laute niedriger Intensität, genauer gesagt, unter 75 dB (bezogen auf 2 x 10^{-5} N/m^2) dargestellt, in der rechten Laute über 75 dB; 75 dB entspricht etwa der Mitte des Gesamtdynamikbereichs von Totenkopfaffenlauten. In der Kategorie „Tiefe Stimmlage" finden sich Laute, deren Hauptenergie unter 7 kHz liegt, in der Kategorie „Hohe Stimmlage" solche mit Hauptenergie über 7 kHz; 7 kHz entspricht wiederum etwa der Mitte des Gesamtstimmumfangs dieser Tiere. In der Kategorie „Gepreßte Laute" wurden solche Laute aufgenommen, die einen wesentlichen Anteil geräuschhafter, also nicht-harmonischer Energie aufweisen, während die Kategorie „Nicht-gepreßte Stimme" nur Laute enthält, die keine deutlichen geräuschhaften Komponenten enthalten. Die Kombination Große Lautstärke/Hohe Stimmlage/Gepreßte Stimme ist durch einen Laut repräsentiert, der von unterlegenen Tieren geäußert wird, wenn sie von überlegenen angegriffen werden (Winter et al. 1966, Jürgens 1979). Er entspricht in seiner emotionalen Bedeutung also durchaus der panischen Stimme des Menschen, die durch die gleiche Parameter-Kombination repräsentiert wird. Die Kombination Große Lautstärke/Tiefe Stimmlage/Gepreßte Stimme, der beim Menschen das Schimpfen entspricht, wird beim Totenkopfaffen durch einen Laut, das sogen. Bellen, vertreten, der beim Hassen auf potentielle Freßfeinde, wie Raubtiere oder Schlangen, verwendet wird und die Funktion hat, einerseits die Artgenossen auf die Gefahr aufmerksam zu machen, andererseits den Feind durch die mächtige konzertierte Stimmaktion (denn wenn ein Tier zu bellen anfängt, fallen die anderen mit ein — und die Lautstärke des Einzellautes liegt bei bis zu 110 dB!) zu vertreiben. Die Kombination Große Lautstärke/Tiefe Stimmlage/Nicht-gepreßte Stimme drückt beim Menschen Imponiergehabe aus. Beim Affen finden wir hier einen Laut, der eine Mischung aus Droh- und Protestlaut darstellt und dann geäußert wird, wenn es darum geht, Artgenossen von einer bestimmten Handlung abzuhalten. Die Kombination Große Lautstärke/Hohe Stimmlage/Nichtgepreßte Stimme findet sich beim Menschen beim Jubeln. Die gleiche Merkmalskombination zeigt beim Affen das sogenannte Trillern. Dieser Laut wird geäußert, wenn eine Futterquelle entdeckt wird, oder wenn Gruppengenossen, die längere Zeit getrennt waren, wieder zusammenkommen, oder wenn nach einer längeren Periode bedeckten Himmels die Sonne durchbricht. Trillern signalisiert also wie Jubeln freudige Ereignisse. Es hat mit Jubeln außerdem gemeinsam, daß es stark ansteckend ist, d. h. wenn ein Tier zu trillern anfängt, ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß auch andere Tiere zu trillern beginnen — selbst wenn das Trillern nur vom Tonband dargeboten wird.

Die Kombination Geringe Lautstärke/Hohe Stimmlage/Gepreßte Stimme finden wir bei einer jammernden, weinerlichen Stimme. Beim Totenkopfaffen finden wir mit der entsprechenden Merkmalskombination einen Laut, der nur von Jungtieren geäußert wird, wenn diese von der Mutter gesäugt werden wollen, die Mutter sich jedoch entzieht. Geringe Lautstärke, tiefe Stimmlage und gepreßte Stimme finden sich beim Menschen beim Ausdruck der Verachtung, beim Affen bei Lauten, die ein leichtes Sich-Unwohlfühlen bei geringer Aktionsbereitschaft ausdrücken, also ein Unwohlsein, das weder zu deutlichen Flucht- noch zu Aggressionshandlungen Anlaß gibt, sondern das Unangenehme als gegeben hinnimmt. Geringe Lautstärke, tiefe

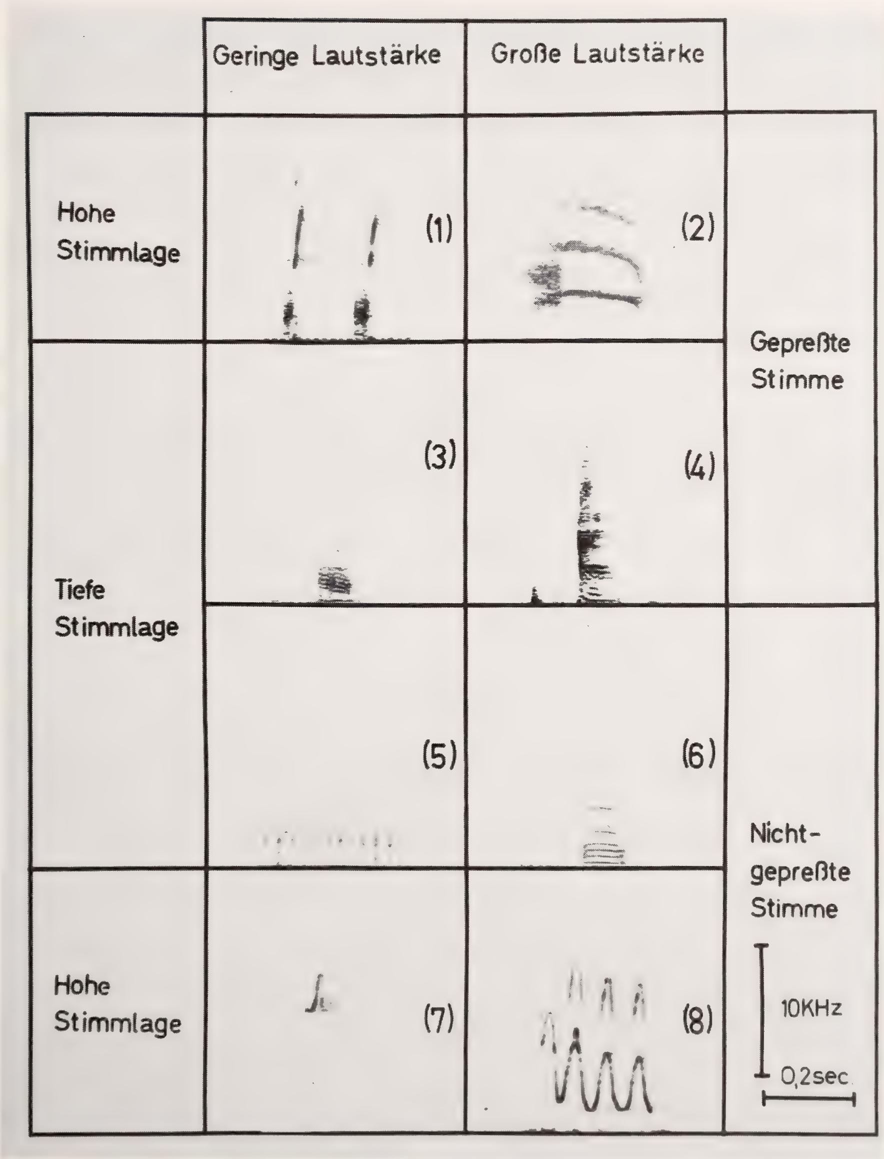


Abb. 2: Sonagramme von acht verschiedenen Lauttypen des Totenkopfaffen (*Saimiri sciureus*).

Stimmlage und nicht-gepreßte Stimme findet sich beim Menschen bei Lauten des behaglichen oder wollüstigen Genießens, beim Affen in Form sogenannter Schnurrlaute. Diese treten z. B. auf beim Paarungsvorspiel, aber auch zwischen Mutter und Kind beim Säugen. Geringe Lautstärke, hohe Stimmlage, nicht-gepreßte Stimme schließlich finden sich beim Menschen als Ausdruck der Zärtlichkeit und beim Einschmeicheln; beim Affen kommt diese Kombination bei den Kontaktlauten vor, die dazu dienen, die Aufmerksamkeit eines Sozialpartners auf den Vokalisierenden zu lenken. In beiden Fällen soll also durch die Lautäußerungen eine Zuwendungsreaktion ausgelöst werden.

Wie diese Gegenüberstellung zeigt, sind die Gemeinsamkeiten zwischen Affe und Mensch, was die akustische Repräsentation emotionaler Zustände betrifft, erstaunlich — selbst wenn man eine Art wie den Totenkopfaffen heranzieht, der dem Menschen doch wesentlich ferner steht als etwa der Schimpanse. Vieles spricht also dafür, daß die stimmlichen Ausdrucksmuster emotionaler Zustände ein hohes stammesgeschichtliches Alter haben.

Literatur

Beier, E. G. & A. J. Zautra (1972): Identification of vocal communication of emotions across cultures. — J. Consult. Clin. Psychol. 39: 166.
Jürgens, U. (1979): Vocalization as an emotional indicator. A neuroethological study in the squirrel monkey. — Behaviour 69: 88—117.
Trojan, E. (1975): Biophonetik. — Bibliograph. Inst. Wissenschaftsverlag, Mannheim.
Winter, P., D. Ploog & J. Latta (1966): Vocal repertoire of the squirrel monkey, its analysis and significance. — Exp. Brain Res. 1: 359—384.

Prof. Dr. U. Jürgens, Deutsches Primatenzentrum, Kellnerweg 4, 37077 Göttingen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3—4	S. 147—163	Bonn, Dezember 1993

Mediterranean small mammals and insular syndrome: Biometrical study of the long-tailed field mouse (*Apodemus sylvaticus*) (Rodentia-Muridae) of Corsica

Roland Libois, Roger Fons & Dominique Bordenave

Abstract. The presence in Corsica of a field mouse is well known. Several authors have noted some of its morphological peculiarities but it was only recently (1980) that the presence of *A. sylvaticus* was established with certainty. However, this evidence is based on a check of a limited number of individuals originating from a single locality. In order to generalize these observations, we performed a biochemical test on six Corsican mice caught in three distinct localities and a morpho-biometrical study of 491 skulls. The results show that *A. sylvaticus* is spread all over the island and that *A. flavicollis* is probably absent. No sexual dimorphism was found but strong spatial variations in the cranial measurements were evidenced. These are far less important between the various Corsican sub-samples than between the insular and the continental mice. The evolutionary and adaptive significance of the increase in size of insular mice is discussed in relation to the theory of island biogeography and to the present knowledge on the history of the mammalian settlement of the island.

Key words. Mammalia, Muridae, *Apodemus*, Corsica, insular syndrome, competition, evolution, size increase.

Introduction

For many insular communities, the so called "insularity syndrome" (Blondel 1986) involves a set of evolutionary changes affecting these communities when compared to continental ones i. e. less species, a wider ecological niche, a lower predation pressure and some phenotypical changes (general morphology, increase in size . . .).

The changes of the width of the niche observed in insular rodents are generally interpreted as a consequence of the weakening of the competitive interactions and of a lower predation pressure. Furthermore, a reduction of the capabilities of spreading is observed (Crowell 1973, Sullivan 1977, Tamarin 1977) as well as population density changes (increase: Sullivan 1977, Tamarin 1977, Gliwicz 1980, Crowell 1983, Adler et al. 1986, Granjon & Cheylan 1988, decrease: Delany 1970, Adler & Tamarin 1984), a reduction of the aggressivity (Halpin & Sullivan 1978), and alterations of demographic or social characteristics (Gliwicz 1980)). These modifications lead the insular populations towards a «k-selected» demographic strategy (Berry & Jakobson 1975, Tamarin 1978).

Taking previous works (Wilson 1961, Carlquist 1966) into account, Macarthur & Wilson (1967) defined a "taxon cycle" comprising three successive phases of the evolution of insular communities: a. invasion of secondary habitats (low successional stages: open, unpredictable or degraded habitats) by «r-selected» species; b. occupation of primary habitats (forests) leading to a weakening of the dispersal capabilities and progressively towards «k-selected» demographic traits; c. differentiation and even speciation.

These authors point out the role of the interspecific competition which drives the first colonizing species into the forested habitats and leads to a high degree of isolation and finally to a distinct evolution.

Though several authors have had some reservations about the importance of competition (Connell 1983, Schoener 1983, Bradley & Bradley 1985) many examples confirm the merits of that hypothesis at least in birds and reptiles (Brown & Gibson 1983, Pacala & Roughgarden 1985, Rummel & Roughgarden 1985). As far as mammals are concerned, some observations dealing with insular rodent communities lead to the same conclusions (Grant 1972, Crowell 1973 and 1983, Crowell & Pimm 1976, Hallett 1982, Hallett et al. 1983, Dueser & Porter 1986, Granjon & Cheylan 1988).

So, in insular communities, the isolation and the decrease of the interspecific competition can provide the required conditions for a geographical differentiation of the species or even for a rapid speciation involving selective mechanisms or stochastic effects.

The present contribution will discuss the various hypotheses related to the evolution of wild populations living in insular conditions by examining the Corsican wood mouse skull morphological variability.

Despite several morphological studies (Kahmann 1969, Pasquier 1974, Darviche 1978) and a general revision of the genus *Apodemus* throughout France (Saint Girons 1966 and 1967), the taxonomic status of the Corsican field mouse remained unclear for a long time.

Kahmann (1969) has shown that Corsican and Sardinian field mice generally have a fifth root on their first upper molar. In this regard, these animals differ considerably from the existing continental populations of *A. sylvaticus* and of *A. flavicollis*. Kahmann, however, did not decide on the taxonomic position of these insular mice. Filipucci (1987) found that the Sardinian wood mice were genetically very close to those from Elba and that these Tyrrhenian mice were closely related to those from the Italian peninsula. However, extending these observations to the Corsican mice is difficult since she has no samples from Corsica nor from Southern France for comparison.

Other studies have shown that in many regards (e. g. tail, hind foot and head and body length, most of the skull dimensions) the Corsican mice are significantly larger than continental *sylvaticus* and smaller than *flavicollis* (Darviche 1978, Orsini & Cheylan 1988, Libois & Fons 1990).

To which species do they belong? The first unquestionable evidence of the presence of *A. sylvaticus* in Corsica was given by Benmehdi et al. (1979) who made electrophoretical comparisons between Corsican mice and continental samples comprising individuals belonging to both *Apodemus* species. Nevertheless, we have to keep in mind that this fact does not exclude the eventual presence of the second species on the island: the mice studied in this way were indeed few and originated from the same locality (Manso).

The present study is an attempt to generalize these observations and to examine the extent of the morphometrical variability of the Corsican wood mouse.

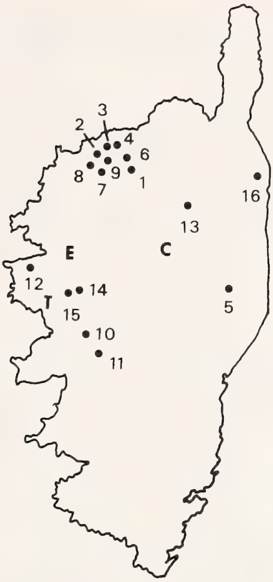


Fig. 1: Sample localities of mice in Corsica. Number of individuals in parentheses.
Live-trapped mice: C: Corti (1); E: Evisa (4); T: Tiuccia (1).
Skulls: 1 Olmi-Capella (50); 2 Cateri (92); 3 San Antonino (6); 4 Santa Reparata (15); 5 Pancheraccia (62); 6 Ville di Paraso (67); 7 Zilia (34); 8 Montemaggiore (67); 9 Avapessa (6); 10 Sarrola-Carcopino (29); 11 Cuttoli-Curticchiato (1); 12 Piana (3); 13 Aïti (2); 14 Murzu (1); 15 Vico (53); 16 La Canonica (3).

Material

Mice skulls (n = 491) were extracted from barn owl pellets collected in towers, churches and old houses all over the northern part of Corsica during the years 1980 and 1981 (Fig. 1).

On the mainland, we also collected barn owl pellets in Viens (Vaucluse; n = 49) and Belflou (Aude; n = 35) to sample Mediterranean populations of *A. sylvaticus*. To compare all that material with the nominal subspecies and with *A. flavicollis*, we made similar sampling in several localities of Belgium spread in the provinces of Liège, Luxembourg and Namur. The specific identity of these skulls was ascertained using the discriminant functions computed by Van der Straeten & Van der Straeten-Harrie (1977). Sample size is 47 for *A. s. sylvaticus* and 86 for *A. flavicollis*.

During the spring 1981, six Corsican mice were live trapped in three different localities. They were kept in captivity for further blood analyses. In the same way, we caught three *A. favicollis* and two *A. sylvaticus* in the forests of Florenville (South Belgium).

Methods

Biochemistry

Blood samples were taken by retroorbital puncture and the blood treated as described in Debrot & Mermod (1977). An electrophoresis of seralbumins was performed on an agarose gel (20 Vcm^{-1}) and the proteins stained with Coomassie blue.

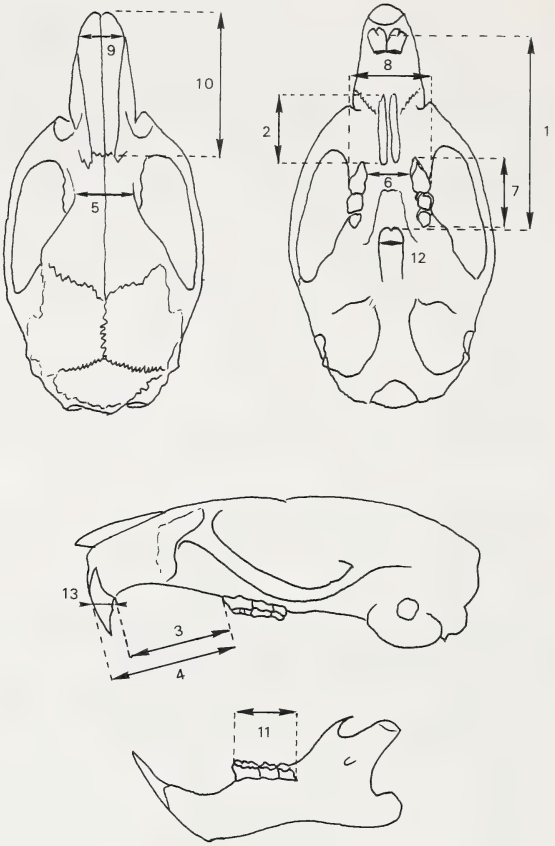


Fig. 2: Schematic view of a mouse skull. 1 Length Prosthion-Palation, 2 Length of foramen incisivum, 3 Length of diastema, 4 Length Incisor-M1, 5 Least Interorbital Constriction, 6 Width of palate at M1, 7 Length of upper molar row, 8 Width of dental arch, 9 Width of nasals, 10 Length of nasals, 11 Length of lower molar row, 12 Width of choana, 13 Depth of incisor.

Morphology

The 13 skull measurements taken are shown in fig. 2. The precision (to the nearest 1/20th mm) was determined under a binocular lens. The skulls were sorted in age classes according to the criteria defined by Felten (1952). When a mouse skull was recovered alone in a pellet and associated with one pelvic girdle, the sex of the mouse was determined following the method described by Brown & Twigg (1969).

The number of the roots of the M^1 and the presence of a well developed t9 on the M^2 were also scored.

Statistics

Simple statistics (mean, standard deviation, variation coefficient) were calculated for all the variables, by sex, age class or locality group. One and two-way analyses of variance were performed to check the origin of the variability in the data set. These F-tests were completed by a principal component analysis dealing with 12 out of the variables (N^r 11 has been rejected). All the calculations were performed using the software Biomeco (Groupe Biométrie 1988).

Results

Biochemistry

The electrophoretic pattern of the six Corsican mice studied is very similar to that of the Belgian *sylvaticus* (only one spot) and differs from the *flavicollis* pattern (two spots).

Morphology

The presence of a fifth root on the M^1 was observed in a very high number of the Corsican mice as compared with those from Belgium (Table 1). The X^2 value (271.9) is very highly significant. There is, however, a strong similarity between the Belgian *sylvaticus* and *flavicollis* samples ($X^2 = 0.0037$; $p < 0.05$) and a slight, though non-significant, difference ($X^2_{corr} = 2.45$; $p > 0.05$) between both mainland forms of *A. sylvaticus.*

No difference was found between males and females ($X^2 = 0.0086$, N. S.) in Corsica nor between age classes in Belgium ($X^2_{corr} = 0.832$, N. S. and $X^2_{corr} = 0.896$, N. S. respectively for *sylvaticus* and for *flavicollis*). In Corsica, the frequency of a fifth root on the M^1 seems to be somewhat lower in the oldest mice (age class 5) ($X^2_{corr} = 9.32$, $p \approx 0.025$).

We also found strong differences related to the localities in the fifth root frequency ($X^2 = 32.73$, $p < 0.001$). That frequency is significantly lower in the localities 1 and

Table 1: Number of roots on the first upper molar.

Root number	4	5
Belgium *flavicollis*	71	15
Belgium *sylvaticus*	39	8
France *sylvaticus*	42	2
Corsica Total	85	402
males	13	43
females	11	38
age class 2	3	15
age class 3	15	128
age class 4	42	200
age class 5	21	55
locality 1	13	37
locality 2	28	64
locality 5	13	49
locality 6	4	63
locality 7	2	32
locality 8	5	60
locality 10	4	25
locality 15	4	49

Table 2: Presence of a well developed t9 on the second upper molar. (* not well developed but present)

	no	yes
Belgium *sylvaticus*	0	36
Belgium *flavicollis*	28	9
Corsica	24*	239
Southern France	6	38

2 (72.1 %) than in the samples 6, 7, 8 and 15 (93.2 %). The localities 5 and 10 show an intermediate value (81.3 %).

As the presence of a well developed t^9 on the second upper molar is concerned, we found no frequency difference between the Corsican mice and the mainland *sylvaticus* ones ($X^2 = 4.81$, N. S.) (Table 2). The difference is highly significant when *flavicollis* is considered ($X^2 = 118.60$, $p < 0.001$).

Biometry

Simple statistics (mean, variance and variation coefficient) are presented in table 3. Note that we found no statistical difference between the two samples of mice collected in southern France except for V8. These two samples were thus pooled in the further calculations. Considering the whole Corsican data set, all the frequency distributions of the skull measurements show only a single mode. Though of the same order of magnitude, the variation coefficient is generally lower in the Corsican mice than in the others and except in a few cases (variables 5, 8 and 12), the values of the means for the Corsican mice fall between those of *A. flavicollis* and the mainland *A. sylvaticus.* Student's t-tests were performed between the Corsican mice and the other samples. All the t values are significant at least at the 0.05 level except for V.6, V.12 and V.13 in the comparisons between the Corsican and the mainland French mice and for V.4, V.9 and V.10 between the two mainland *sylvaticus* samples.

Sexual dimorphism: We found no difference between males and females except for the diastema length and the choana width which are slightly greater in males (Student's t-test significant respectively at the 0.02 and 0.04 levels). The one-way F-tests performed for each variable show no significant difference between the sexes. When the interaction with the age or the locality is considered (two-way ANOVA), the influence of the sex on the total variability of the data is rejected in all the cases (F values are never significant). The global F values taking into account the interaction between the sex and the age on the one hand, and between the sex and the locality on the other hand, are also not significant in all the cases but one (palatal width).

Variability due to the age: When the age is considered alone, all the computed F values (4 age classes) are highly ($p < 0.0005$) significant with only four exceptions: the palatal width ($p = 0.01$), the choana width and the length of both (upper and lower) molar rows (not significant).

The age group means of these ten skull dimensions showing significant age-variations can be ranked in the following order: class 2 <class 3 <class 4 <class 5.

Table 3: Statistical description of *Apodemus* samples (n: number of observations, m: mean, s2: variance, cv: coefficient of variation).

Samples Var.		Corsica	France	Belgium *sylvaticus*	 *flavicollis*
	n	446	78	47	82
V1	m	11.42	11.17	10.63	11.99
	s2	0.14	0.28	0.23	0.38
	CV	3.29	4.74	4.48	5.15
	n	470	82	47	86
V2	m	5.62	5.24	5.40	5.54
	s2	0.08	0.13	0.10	0.10
	CV	5.07	6.88	5.94	5.82
	n	470	82	47	86
V3	m	6.88	6.28	6.53	7.29
	s2	0.09	0.15	0.14	0.18
	CV	4.33	6.17	5.79	5.75
	n	470	82	47	85
V4	m	7.78	7.26	7.41	8.44
	s2	0.11	0.19	0.20	0.31
	CV	4.30	6.02	6.01	6.63
	n	482	82	47	86
V5	m	4.22	4.01	3.90	4.17
	s2	0.02	0.03	0.04	0.03
	CV	3.44	4.24	4.80	4.06
	n	448	70	47	41
V6	m	2.70	2.74	2.62	2.77
	s2	0.04	0.02	0.05	0.03
	CV	7.03	5.18	8.46	6.12
	n	465	81	47	53
V7	m	3.83	3.69	3.59	3.93
	s2	0.01	0.04	0.02	0.03
	CV	3.13	5.57	4.19	4.67
	n	435	70	47	41
V8	m	5.10	5.20	4.81	5.04
	s2	0.04	0.03	0.03	0.03
	CV	3.78	3.21	3.55	3.47
	n	440	53	47	80
V9	m	2.98	2.79	2.82	3.17
	s2	0.04	0.04	0.04	0.05
	CV	6.97	7.46	6.88	7.14
	n	439	53	47	78
V10	m	9.55	8.76	8.70	9.91
	s2	0.25	0.23	0.29	0.42
	CV	5.28	5.50	6.17	6.53
	n	80	80	—	—
V11	m	3.90	3.75		
	s2	0.04	0.03		
	CV	5.13	4.80		
	n	425	78	47	78
V12	m	0.95	0.98	0.89	0.90
	s2	0.03	0.02	0.03	0.03
	CV	18.59	13.94	17.80	18.01
	n	484	82	47	84
V13	m	1.22	1.23	1.15	1.39
	s2	0.005	0.006	0.007	0.010
	CV	5.55	6.26	7.24	7.03

Table 4: Two-way (locality/age class) analysis of the variance. Signification levels of the F values. Age classes 3, 4 and 5 and localities 1, 2, 5, 6, 7, 8 and 15 are always included except for V11 (only localities 1 and 4). Locality 10 has been added for V6.

Variable	Source of variation		
	interaction	age class	locality
V 1	<0.0005	<0.005	<0.01
V 2	<0.0005	≈0.005	N. S.
V 3	<0.0005	<0.005	≈0.01
V 4	<0.0005	<0.001	N. S.
V 5	≈0.0005	≈0.006	<0.0005
V 6	=0.025	N. S.	<0.0005
V 7	N. S.	N. S.	≈0.03
V 8	<0.0005	<0.025	<0.0005
V 9	<0.0005	<0.005	<0.0005
V 10	<0.0005	<0.005	≈0.005
V 11	N. S.	N. S.	N. S.
V 12	<0.05	N. S.	<0.01
V 13	<0.0005	<0.005	N. S.

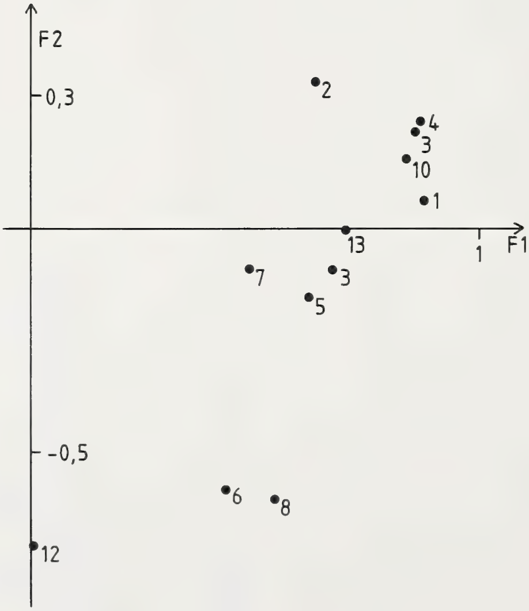


Fig. 3: Factor loadings of the skull dimensions on the two first principal components. Variable numbers are the same as in fig. 2.

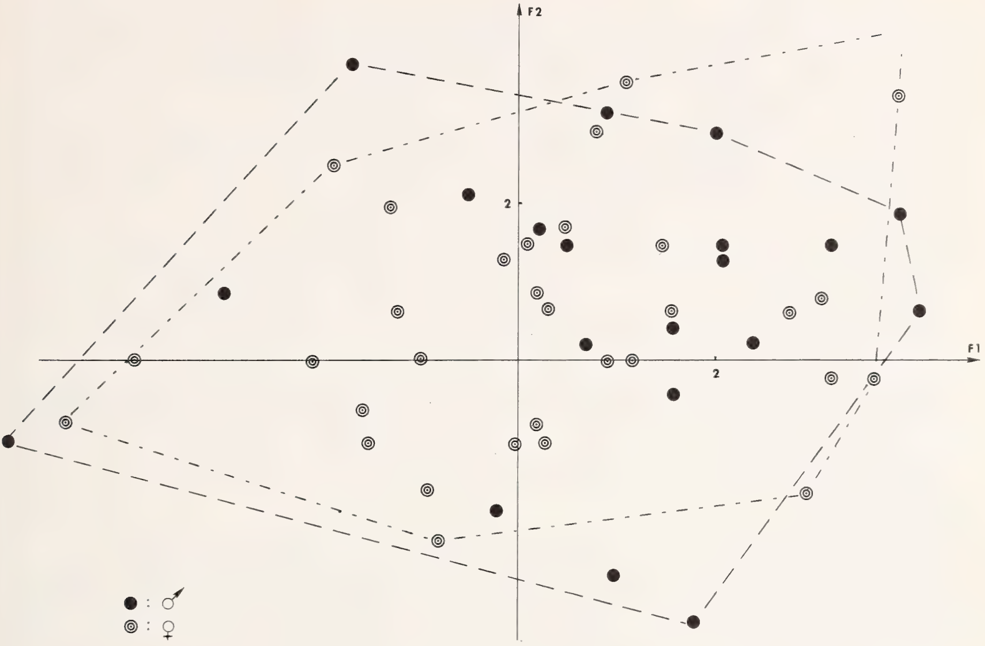


Fig. 4: Scattergram of the male and female Corsican field mice in the space of the two first principal components (F1 & F2).

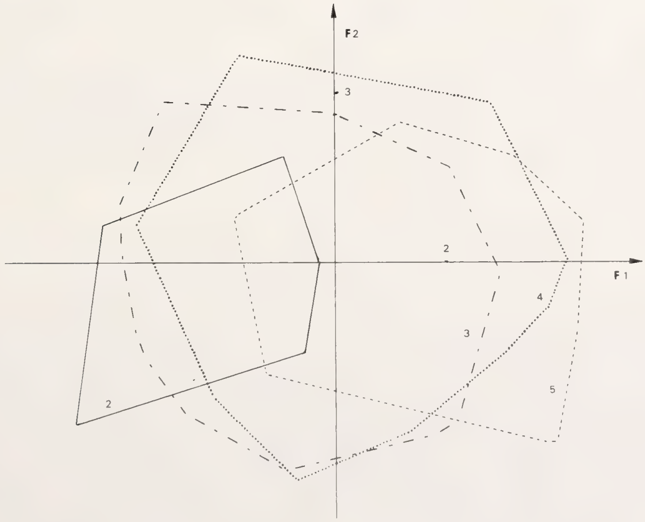


Fig. 5: Scattergram of the clouds of four age groups of Corsican field mice in the space F1 X F2. Age class numbers as in Felten (1952).

Stational variability: The F tests performed to compare the samples originating from different localities in Corsica are highly significant ($p < 0.01$ except in V.4, where $p < 0.05$), suggesting that there are strong stational differences for all the studied skull dimensions.

Taking into consideration the interaction between the age class and the locality, we obtained the results of table 4 where the locality appears as a main source of variation in all but four variables.

Principal Component Analysis: The part of the total variability extracted by the principal axes is 45.2 % on F1; 12.3 % on F2; 7.6 % on F3 and 6.9 % on F4.

Since all the variables but one (choana width) are positively correlated to the F1 axis, F1 must be considered as a size axis. F2 is rather a shape axis because some of the variables are positively and some others negatively correlated to it.

Consequently, the bigger a mouse is, the more distant to the right of the diagram it lies. Along the F2 axis, the mice with a thinner and longer rostrum are positively correlated in contrast to those with a broader palate (Fig. 3).

In fig. 4, the total overlap between the male and female clusters of Corsican mice appears clearly.

In fig. 5, it can be seen that the age clusters rank according to growth.

As far as local variations are concerned, fig. 6 shows slight differences between the samples, sample 1 comprising many of the biggest mice with a thin and long muzzle. Nevertheless, the overlap between all these samples is by far much more important than the overlap between the "global" Corsican cluster and the mainland *sylvaticus* ones, on the one hand, and between the same Corsican cluster and the *flavicollis* one, on the other hand (Fig. 7). The minor differences between the two mainland populations of *sylvaticus* are also worth to be mentioned.

In order to specify the meaning of these variations, we computed the Coefficient of Difference of Mayr et al. (1953) $[(\mathrm{mean}_1 - \mathrm{mean}_2)/(\mathrm{std}_1 + \mathrm{std}_2)]$ between the adult individuals (age class 4) of the samples 1, 2, 5, 6, 7, 8 and 15. It was performed for all the variables with the exception of V.11.

The highest values of that coefficient are observed between both species of *Apodemus* or between the Corsican mice and the continental populations of either species. It is worthwhile to notice that two CD values involving only Corsican samples are of the same importance (Table 5).

Discussion

From biochemical and morphological studies we can see that the seralbumins of the Corsican mice are of the *sylvaticus* type and that their second upper molar does not lack a ninth cusp as is the case in *A. flavicollis*. In some cases, however, the t9 is reduced in size but this is also true for continental *sylvaticus* populations (Michaux 1990). Both these characters being discriminative between *A. flavicollis* and *A. sylvaticus* (Pasquier 1974, Debrot & Mermod 1977), we can conclude that the long-tailed field mouse of Corsica belongs to the *sylvaticus* species. If *A. flavicollis* were present and relatively abundant in Corsica, we should have observed a bimodality in the frequency distribution of some morphometrical variables and the Corsican

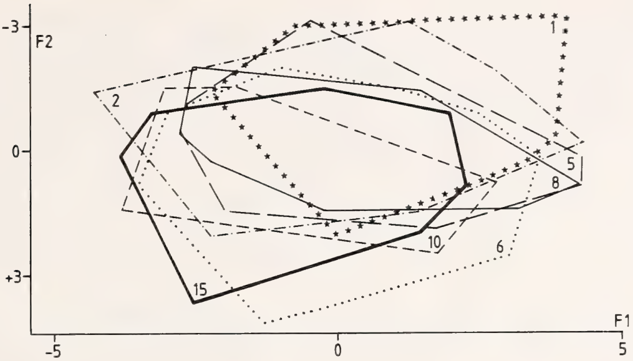


Fig. 6: Scattergram of the clusters of different Corsican field mice samples in the space F1 X F2. Sample numbers as in fig. 1.

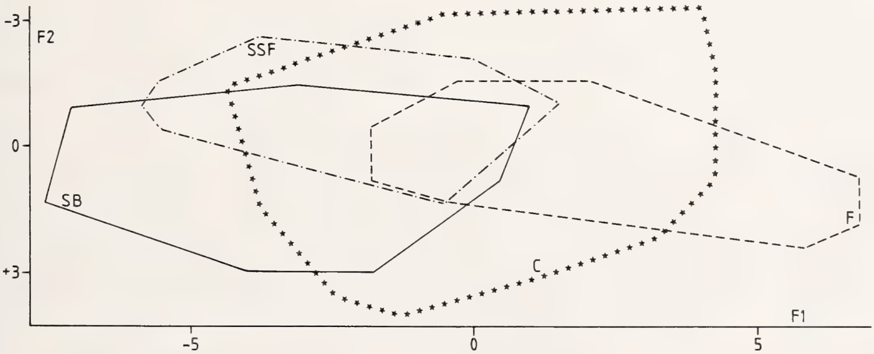


Fig. 7: Scattergram of the clusters of the four studied taxa of field mouse. C: *Apodemus* from Corsica; F: *A. flavicollis* from Belgium; SB: *A. s. sylvaticus* from Belgium; SSF: *A. sylvaticus dichrurus* (?) from Southern France.

cluster (P. C. A.) should have been less compact and less regular in shape. Thus, the probablity of *A. flavicollis* being present on the island is low.

Nevertheless, Corsican mice are quite different from the continental subspecies, namely by having a fifth root on their first upper molar. That character is shared with Sardinian mice which are also very similar to them in so far as other dental characters are considered (Michaux 1990). Unfortunately, we lack some comparisons between Corsican and Italian samples (insular and continental). Further studies are thus needed before drawing any conclusion about the subspecific status of the Corsican field mouse.

The absence of a sexual dimorphism in the skull dimensions of the Corsican field mouse confirms what has been observed in other populations (e. g. Hedges 1969, Van der Straeten & Van der Straeten-Harrie 1977, Ramalhinho & Madureira 1982).

Table 5: Variables showing the highest values of the Coefficient of Difference (C. D.) in paired comparisons. C. D. = (mean(A) — mean(B)) / (std(A) + std(B)).

	Levels	*Apodemus flavicollis*	*Apodemus sylvaticus* (Belgium)	Corsican samples						
				1	2	5	6	7	8	15
Apodemus	A		V7, V13			V13	V13	V13		V13
flavicollis	B		V1, V3	V13	V13				V13	
	C		V8					V4		
Apodemus	A			V1, V3, V8		V7, V8		V7	V7, V8	V7
sylvaticus	B			V7			V7			V8
(Belgium)	C			V10	V1, V8	V1, V5	V1	V1	V1, V5, V10	
Apodemus	A	V3, V4	V8	V3		V3				
sylvaticus	B	V10, V13		V10		V10			V 10	
(France)	C	V9			V3	V5	V3		V3, V5	
Corsica	A				V2					
sample 1	C						V3			

Level A: C. D. >1.0: 15 % of A individuals overlap 15 % of B individuals
Level B: C. D. >0.9: 18 % of A individuals overlap 18 % of B individuals
Level C: C. D. >0.8: 21 % of A individuals overlap 21 % of B individuals (after Gery, 1962)

The differences between age classes are not surprising. They are undoubtedly related to growth processes and account for a significant part of the observed variability.

Another important source of variability is a "geographical" one. Indeed, we observed some differences between samples collected in various localities. Generally, these differences are statistically significant but slight. The mice of sample 1 and, to a lesser extent, those of sample 2, however, seem to be rather distinct from the others: they are bigger and the frequency of a fifth root on the M^1 is lower in both these samples than in all the others. These differences in size still cannot be satisfactorily explained. Since sample 1 has been collected in Olmi Capella, the most elevated village of our research area, it can be suggested, as a hypothesis, that they should be related to altitude (Bergmann's rule). They could also be the consequence of a lower competition with the black rat and the house mouse whose density decreases with rising altitude (Libois 1984).

A point to highlight is the general increase in skull size of the Corsican mice. As compared with the other Corsican rodent species (black rat, house mouse and garden dormouse), the wood mouse shows the greater morphological differences in respect to continental populations (Orsini & Cheylan 1988).

That fact must be emphasized more especially as, all over South-West Europe, the recent and fossil wood mice of the *sylvaticus-flavicollis* group have remained phenotypically remarkably stable throughout the last three million years (Pasquier 1974, Michaux 1983). In continental Europe, there is a clear size and weight increase in south-western *sylvaticus* populations compared to more eastern or northern ones, which are sympatric with *A. flavicollis* (Ursin 1956, Alcantara 1991). In Israël, Tchernov (1979) has shown that during the Middle and Upper Pleistocene, the size of *A. sylvaticus* was strongly affected independently of climate, becoming larger in the absence of its competitor, *A. flavicollis.* Corsican mice, however, are far more larger than continental ones belonging to allopatric populations (Libois & Fons 1990; this study). Following Angerbjörn (1986), a size increase seems rather general in island populations of that species, mainly on the smaller islands, (i. e., for the west Mediterranean realm: Pantelleria: Felten & Storch 1970; Elba: Kahmann & Niethammer 1971; Formentera: Sans-Coma & Kahmann 1977; Porquerolles: Libois & Fons 1990). Angerbjörn thinks that it is induced by a weakening of the interspecific competition and by a reduction of the predation pressure in insular conditions: less competitors and less predators could allow an enlargement of the trophic niche of the mouse which can take advantage of a greater size in exploiting more diversified food resources. Could this be the case in Corsica?

As quoted by many authors (Macarthur & Wilson 1967, Blondel 1986, Williamson 1981) the depletion of the number of insular species is somewhat balanced by a population density increase of these species and by a widening of their ecological niche.

In Corsica, the number of mammalian species is reduced to 38 % when compared with similar continental areas. Considering the three Corsican murid species, it appears that the densities of both the black rat and the house mouse are higher on the island than in similar continental habitats. This is not the case for the wood mouse (Orsini 1982; Cassaing & Croset 1985, Boitani et al. 1985, Cheylan 1986). Similar observations were made by Libois (1984) about the habitat width of these three species. The insular density increase and the widening of the ecological niche are generally thought to be a consequence of a decrease of predation pressure and of interspecific competition (Lidicker 1973, Tamarin 1977, Cheylan & Granjon 1985).

Assuming that the predation pressure on the wood mouse and on the house mouse is of a similar level, since their body size is nearly the same, the fact that no density or habitat width increase is observed in the wood mouse populations could be linked with the persistence of the interspecific competition.

From the history of murid settlement in Corsica, we can see that during the Pleistocene and at the beginning of the Holocene, only two rodent species were living in Corsica: *Rhagamys orthodon* (Muridae) and *Tyrrhenicola henseli* (Microtidae). They vanished at the end of the first millennium B. C. (Vigne 1983 a, b). Whereas the oldest remains of the black rat (*Rattus rattus*) trace back to the VIth century B. C. (Vigne & Marinval-Vigne 1985) and no fossil remains of *Mus* have ever been found in Corsica, it is established that the wood mouse did appear on the island at the beginning of the third millennium B. C. and did coexist there with the two endemic rodents. Nevertheless, its skull remains are far less numerous than those of *Rhagamys* and of *Tyrrhenicola*, at least until the end of the first millennium B. C. (Vigne 1983 b). Taking into account the larger size of *Rhagamys* and *Thyrrhenicola* (nearly 50 g, Michaux, pers. comm. in Granjon & Cheylan 1988), could we assume that, in syntopic conditions, the wood mouse was dominated and that its spread all over the island was slowed down? The very rapid and simultaneous disappearance of both endemic rodents corresponds to the Europe-wide spread of the black rat (Armitage et al. 1984) and to the arrival of that latter species in Corsica. Vigne & Marinval-Vigne (1991) think that this event could be the main reason explaining the extinction of the endemic rodents.

As soon as it was present on the island, the wood mouse faced important competitive pressure from the other larger rodents. For ecological reasons, it is however most unlikely that the thermophilic black rat and house mouse, could quickly reach cool climate forests and mountain habitats where the wood mouse and the dormice (*Glis glis* and *Eliomys quercinus*) live. Consequently, the wood mouse is the only species belonging to the Corsican murid guild which is able to colonize the middle-mountain forest habitats where the interspecific competition is weakened.

Conclusions

First, our results confirm that the Corsican long-tailed field mouse belongs to *Apodemus sylvaticus.*

Secondly, they show that this mouse differs significantly from continental populations of the same species, namely in respect to skull size. However, the question of a distinct subspecific rank for the Corsican mouse remains open: more data about other Mediterranean insular and continental populations are needed before drawing a general conclusion on this point.

Thirdly, they reinforce the idea that the increase in size seems to be a general pattern of adaptation of the species to insular conditions (less interspecific competition) and not an effect of any genetic drift.

Acknowledgements

We are grateful to the Patrimoine de l'Université de Liège for the grant we received to stay in Corsica, to Dr. D. Bay for welcoming us in the Research Station of the University in Calvi (Stareso), to P. Bayle for collecting mice skulls in the Vaucluse, to V. Maes-Hustinx for drawing the figures, to M. Th. Panouse for the revision of the English text and to an anonymous referee for helpful comments on a previous version of the manuscript.

References

Adler, G. H. & R. H. Tamarin (1984): Demography and reproduction in island and mainland white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in southeastern Massachusetts. — Can. J. Zool. 62: 58—64.

Adler, G. H., M. L. Wilson & M. J. Derose (1986): Influence of island area and isolation on population characteristics of *Peromyscus leucopus.* — J. Mammal. 67: 406—409.

Alcantara, M. (1991): Geographical variation in body size of the Wood Mouse *Apodemus sylvaticus.* — Mammal Review 21: 143—150.

Angerbjörn, A. (1986): Gigantism in island populations of wood mice (*Apodemus*) in Europe. — Oikos 47: 47—56.

Armitage, P., B. West & K. Steedman (1984): New evidence of black rat in Roman London. — London Archaeologist 4: 375—383.

Benmehdi, F., J. Britton-Davidian & L. Thaler (1980): Premier rapport de la génétique biochimique des populations à la systématique des mulots de France continentale et de Corse. — Bioch. Syst. Ecol. 8: 309—315.

Berry, R. J. & M. E. Jakobson (1975): Ecological genetics of an island population of the house mouse (*Mus musculus*). — J. Zool. Lond. 175: 523—540.

Blondel, J. (1986): Biogéographie évolutive. — Paris, Masson.

Boitani, L., A. Loy & P. Molinari (1985): Temporal and spatial displacement of two rodents (*Apodemus sylvaticus* and *Mus musculus*) in a mediterranean coastal habitat. — Oikos 45: 246—252.

Bradley, R. A. & D. V. Bradley (1985): Do non-random patterns of species in niche space imply competition? — Oikos 45: 443—445.

Brown, J. C. & G. I. Twigg (1969): Studies on the pelvis in British Muridae and Cricetidae (*Rodentia*). — J. Zool. Lond. 158: 81—132.

Brown, J. H. & A. C. Gibson (1983): Biogeography. — C. V. Mosby company.

Carlquist, S. (1986): Loss of dispersability in Pacific Compositae. — Evolution 20: 30—48.

Cassaing, J. & H. Croset (1985): Organisation spatiale, compétition et dynamique des populations sauvages de souris (*Mus spretus* et *Mus musculus*) du midi de la France. — Z. Säugetierk. 50: 271—284.

Cheylan, G. (1986): Facteurs historiques, écologiques et génétiques de l'évolution des populations méditerranéennes de *Rattus rattus* (L.). — Thès. Doct. Univ. Montpellier.

Cheylan, G. & L. Granjon (1985): Ecologie d'une population de rats noirs (*Rattus rattus*) à Port-Cros (Var). Méthodologie et premiers résultats obtenus sur quadrat. — Trav. Sci. Parc nat. Port-Cros 11: 109—131.

Connell, J. H. (1983): On the prevalence and relative importance of interspecific competition. Evidence from field experiments. — Am. Natur. 122: 661—696.

Crowell, K. L. (1973): Experimental zoogeography: introductions of mice to small islands. — Am. Natur. 107: 535—559.

Crowell, K. L. (1983): Islands: insight or artifact? Population dynamics and habitat utilization in insular rodents. — Oikos 41: 443—454.

Crowell, K. L. & S. L. Pimm (1976): Competition and niche shifts of mice introduced into small islands. — Oikos 27: 251—258.

Darviche, D. (1978): Approche morphologique et biométrique de la biosystématique à la lumière de la génétique biochimique des populations. Application aux genres *Mus* et *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). — Thèse Doct. 3ème cycle, Univ. Montpellier, 191 p.

Debrot, S. & Cl. Mermod (1977): Chimiotaxonomie du genre *Apodemus* Kaup, 1829 (Rodentia, Muridae). — Revue suisse Zool. 84: 521—526.

Delany, M. J. (1970): Variation and ecology of island population of the long-tailed field mouse (*Apodemus sylvaticus* L.). — Symp. Zool. Soc. Lond. 26: 283—295.

Dueser, R. D. & J. H. Porter (1986): Habitat use by insular small mammals: relative effects of competition and habitat structure. — Ecology 67: 195—201.

Felten, H. (1952): Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* L.) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis* Melchior) im Rhein-Main-Gebiet. — Bonn. zool. Beitr. 3: 187—206.

Felten, H. & G. Storch (1970): Kleinsäuger von den italienischen Mittelmeer-Inseln Pantelleria und Lampedusa. — Senckenberg. biol. 51: 159—173.

Filipucci, M. G. (1987): Evoluzione cromosomica e genica in micromammiferi dell'area Mediterranea (Talpidae, Gliridae, Muridae). — Ph. D. Thesis, Universita di Padova, 99 p.

Gery, J. (1962): Le problème de la sous-espèce et sa définition statistique. — Vie & Milieu 13: 521—540.

Gliwicz, J. (1980): Island populations of rodents: their organization and functionning. — Biol. Rev. 55: 109—138.

Granjon, L. & G. Cheylan (1988): Mécanismes de coexistence dans une guilde de muridés insulaires (*Rattus rattus* L., *Apodemus sylvaticus* L. et *Mus musculus domesticus* Rutty) en Corse; conséquences évolutives. — Z. Säugetierk. 53: 301—316.

Grant, P. (1972): Interspecific competition among rodents. — Ann. Rev. Ecol. Syst. 3: 79—106.

Groupe Biométrie (1988): Programmathèque Biomeco. CEPE-CNRS, route de Mende, Montpellier, 10 disquettes.

Hallett, J. G. (1982): Habitat selection and the community matrix of a desert mammal fauna. — Ecology 63: 1400—1410.

Hallett, J. G., M. A. O'Connell & R. L. Honeycutt (1983): Competition and habitat selection: test of a theory using small mammals. — Oikos 40: 175—181.

Halpin, Z. T. & T. P. Sullivan (1978): Social interaction in island and mainland populations of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. — J. Mammal. 59: 395—401.

Hedges, S. R. (1969): Epigenetic polymorphism in populations of *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Muridae). — J. Zool. Lond. 159: 425—442.

Kahmann, H. (1969): Die Alveolenmuster der Oberkieferzahnreihe der Waldmaus, Hausratte und Hausmaus aus Populationen der großen Tyrrhenischen Inseln. — Z. Säugetierk. 34: 164—183.

Kahmann, H. & J. Niethammer (1971): Die Waldmaus (*Apodemus*) auf der Insel Elba. — Senckenberg. biol. 52: 381—392.

Libois, R. M. (1984): Essai synécologique sur les micromammifères d'Europe atlantique et ouest-méditerranéenne. Etude par analyse du régime alimentaire de la chouette effraie, *Tyto alba* (Scopoli). — Cahiers Ethol. appl. 4 (2): 1—202.

Libois, R. M. & R. Fons (1990): Le mulot des îles d'Hyères: un cas de gigantisme insulaire. — Vie & Milieu 40: 217—222.

Lidicker, W. J. (1973): Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem of commutity dynamics. — Ecol. Monog. 43: 271—302.

Macarthur, R. H. & E. O. Wilson (1967): The theory of island biogeography. — Princeton, Princeton Univ. Press.

Mayr, E., E. G. Linsley & R. L. Usinger (1953): Methods and principles of systematic zoology. — Ed. McGrawhill, New York.

Michaux, J. (1983): Aspects de l'évolution des Muridés (Rodentia, Mammalia) en Europe sud-occidentale. — Coll. intl. CNRS n° 330: 195—199.

Michaux, J. (1990): Contribution à l'étude du phénomène d'insularité: la morphologie crânienne du mulot (*Apodemus sylvaticus*). — Mém. Lic. Sc. zool. Univ. Liège, 48 pp. + ann. (unpublished).

Orsini, P. (1982): Facteurs régissant la répartition des souris en Europe: intérêt du modèle souris pour une approche des phénomènes évolutifs. — Thèse 3ème cycle, Univ. Montpellier.

Orsini, P. & G. Cheylan (1988): Les rongeurs de Corse: modifications de taille en relation avec l'isolement en milieu insulaire. — Bull. Ecol. 19: 411—416.

Pacala, S. W. & J. Roughgarden (1985): Population experiments with the Anolis lizards of St. Maarten and St. Eustatius. — Ecology 66: 129—141.

Pasquier, L. (1974): Dynamique évolutive d'un sous-genre de Muridae: *Apodemus* (*Sylvaemus*). Etude biométrique des caractères dentaires de populations fossiles et actuelles d'Europe occidentale. — Thèse Doct. Univ. Montpellier, 183 p.

Ramalhinho, M. G. & M. L. Madureira (1982): Contribution to the knowledge of *Apodemus* Kaup in Portugal (Mammalia, Rodentia). — Arq. Museu Bocage, 2è. sér. 9: 415—433.

Rummel, J. D. & J. Roughgarden (1985): Effects of reduced perch-height separation on competition between two Anolis lizards. — Ecology 66: 430—444.

Saint Girons, M. C. (1966): Etude du genre *Apodemus* Kaup, 1829, en France. I. — Mammalia 30: 547—600.

Saint Girons, M. C. (1967): Etude du genre *Apodemus* Kaup, 1829, en France. II. — Mammalia 31: 55—100.

Sans-Coma, V. & H. Kahmann (1977): Die Waldmaus der Pityuseninsel Formentera. — Säugetierk. Mitt. 19: 363—365.

Schoener, T. W. (1983): Field experiments on interspecific competition. — Am. Natur. 122: 240—285.

Sullivan, T. (1977): Demography and dispersal in island and mainland populations of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. — Ecology, 58: 964—978.

Tamarin, R. H. (1977): Dispersal in island and mainland voles. — Ecology 58: 1044—1054.

Tamarin, R. H. (1978): Dispersal, population regulation and k-selection in field mice. — Am. Natur. 112: 545—555.

Tchernov, E. (1979): Polymorphism, Size trends and Pleistocene paleoclimatic response of the subgenus *Sylvaemus* (Mammalia, Rodentia) in Israel. — Israel J. Zool. 28: 131—159.

Ursin, E. (1956): Geographical variation in *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* (Rodentia, Muridae) in Europe, with special reference to Danish and Latvian populations. — Biol. Skri. Dan. Vid. Selsk. 8 (4): 46 p.

Van der Straeten, E. & B. Van der Straeten-Harrie (1977): Etude de la biométrie crânienne et de la répartition d'*Apodemus sylvaticus* (L., 1758) et d'*Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) en Belgique. — Acta zool. pathol. Antwerpiensia 69: 169—182.

Vigne, J. D. (1983a): Le remplacement des faunes de petits mammifères en Corse lors de l'arrivée de l'homme. — C. R. Soc. Biogéogr. 59: 41—51.

Vigne, J. D. (1983b): Les mammifères non volants du postglaciaire de la Corse. — Thèse 3ème cycle Univ. Paris.

Vigne, J. D. & M. C. Marinval-Vigne (1985): Le rat de Corse au VIème Siècle? — Mammalia 49: 138—139.

Vigne, J. D. & M. C. Marinval-Vigne (1991): Réflexions écologiques sur le renouvellement holocène des micromammifères en Corse: les données préliminaires des fossiles du Monte di Tuda. — In: M. Le Berre & L. Le Guelte, Le Rongeur et l'Espace; Ed. Chabaud, Paris, pp. 183—192.

Wilson, E. O. (1961): The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. — Am. Natur. 95: 169—193.

Williamson, M. (1981): Island populations. — Oxford Univ. Press, Oxford.

Dr. R. M. Libois and D. Bordenave, Laboratoire d'éthologie, Institut de Zoologie, Quai Van Beneden, 22 B-4020 Liège (Belgique).

Dr. R. Fons, Laboratoire Arago, U. A. 117 CNRS; F-66650 Banyuls-sur-Mer (France).

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3—4	S. 165—192	Bonn, Dezember 1993

Variation géographique de *Cursorius cinctus* (Heuglin, 1863), Aves: Glareolidae

Christian Erard, Georges Hémery & Eric Pasquet

Abstract. The present paper gives an analysis of the geographical variation of Heuglin's Courser *Cursorius* (= *Rhinoptilus*) *cinctus* (Heuglin, 1863) (Aves: Glareolidae). 151 specimens from various museums were examined. Age-related variations in plumage characters are described along with sex-related differences in tarsus-length. Uni- as well as multivariate analyses show that the subspecies *emini* and *seebohmi* are well separated from the other populations formerly lumped in nominate *cinctus* but which require to be split both on a colouration and a biometrical basis. The large pale *C. c. mayaudi* is thus described from the Rift Valley in Ethiopia and N. Somalia (ex Somaliland), and the small pale *C. c. balsaci* is distinguished in S. Somalia and most probably also N. E. Kenya. The problem of the type specimen of nominate *cinctus* is discussed as well as the historical and biogeographical background of this pattern of geographical variation.

Key words. *Cursorius cinctus*, Africa, geographical variation, morphometry, systematics.

Introduction

Actuellement (cf. White 1965: 137; Maclean & Urban 1986: 216), trois sous-espèces sont reconnues (précisons que nous suivons White (1965) et Maclean & Urban (1986) qui placent tous les courvites dans le genre *Cursorius*; cette position est peut-être excessive puisque Kemp & Maclean (1973 a et b), sur la base d'études biologiques, suggèrent que même le genre *Rhinoptilus* nécessiterait d'être fragmenté):

C. c. cinctus (Heuglin, 1863), dans le nord-est de l'Afrique, de l'Ethiopie et la Somalie jusqu'au Kénya, nord-ouest de l'Ouganda et sud-est du Soudan d'où provient le type mais où l'espèce n'avait pas été signalée depuis 1865 (cf. Cave & Macdonald 1955: 150 et données récentes de Nikolaus 1987).

C. c. emini (Zedlitz, 1914), plus sombre, moins roux, avec moins de blanc aux rectrices et des tarses plus longs. Il se rencontre dans la moitié nord-est de la Tanzanie.

C. c. seebohmi (Sharpe, 1893), semblable au précédent, mais plus grand et avec des lisérés plus chamois aux plumes des parties supérieures. Il habite la Zambie (cf. Irwin & Benson 1966: 8; Benson et al. 1971: 113) et le Zimbabwe (Irwin 1981) jusqu'en Ovamboland et Angola (Maclean 1984).

Lors des expéditions organisées en Ethiopie par le Muséum national d'Histoire naturelle, une importante série de 19 *Cursorius* (= *Rhinoptilus*) *cinctus* fut recueillie. Au vu de la simple coloration des parties supérieures des spécimens, ce matériel, référable sur des bases géographiques à la sous-espèce nominale, est immédiatement divisible en deux lots que l'on serait tenté d'attribuer à deux sous-espèces distinctes.

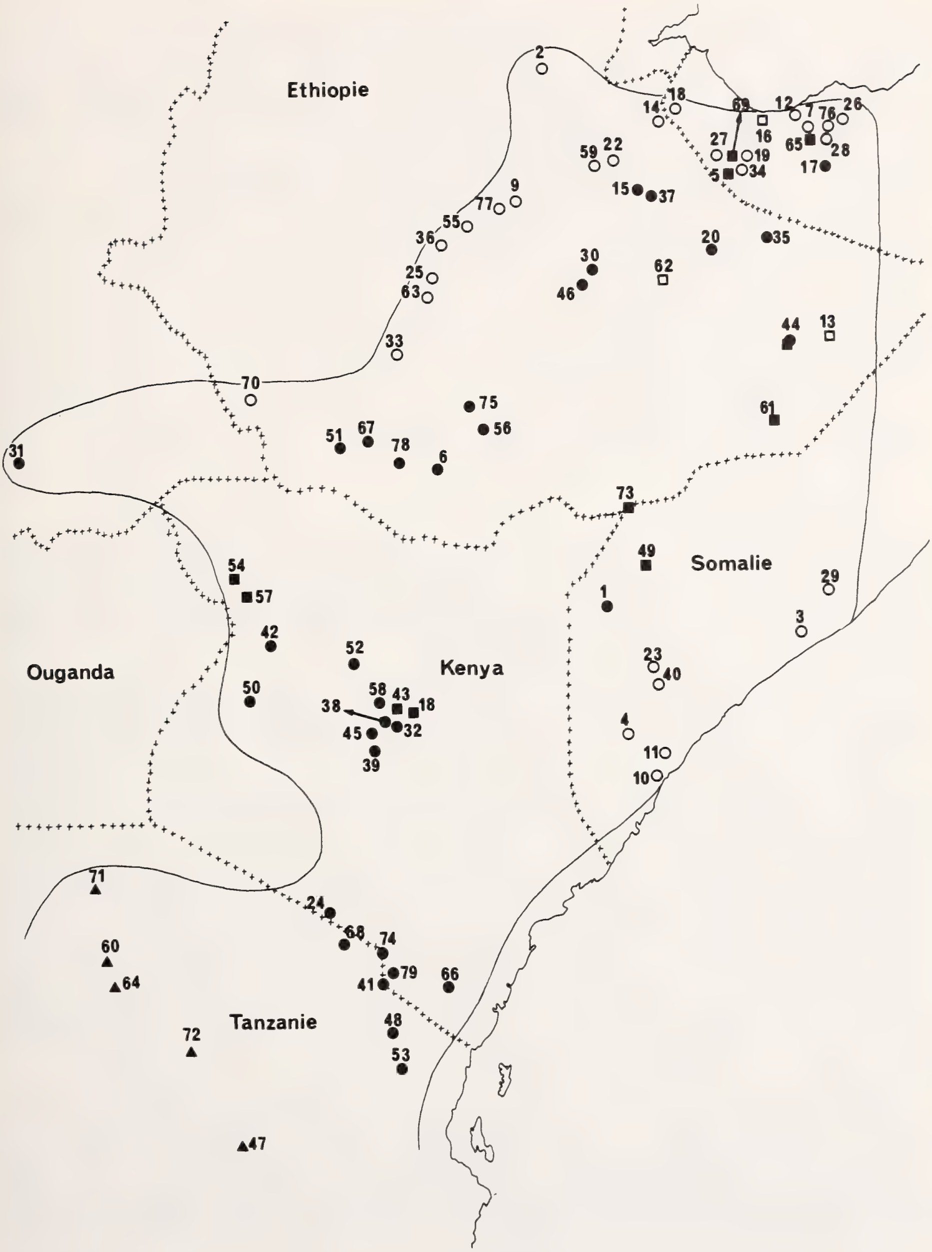
Matériel et Méthodes

Afin d'obtenir une image précise de la variation géographique des populations qui constituent la sous-espèce nominale, nous avons rassemblé la totalité — ou peu s'en faut-des spécimens conservés en musée la concernant, en leur adjoignant, pour comparaison, du matériel représentatif des deux autres sous-espèces. Nous avons ainsi pu examiner un total de 151 spécimens dont la répartition géographique permet une approche globale de la variation intraspécifique (cf. fig. 1 et tab. 1, ainsi que les remerciements pour les musées de provenance de ce matériel).

Pour décrire le plumage juvénile, nous avons examiné six individus dans ce plumage: un sans date du Bari, Soudan, cité comme cotype de *cinctus* par Zedlitz (1914) (coll. Muséum de Vienne n°1139); un de 1952 de Mogadiscio, Somalie ex-italienne (coll. Tozzi, sans n°); un du 11. 11. 1903 de Dönje Erok, Kénya (coll. Zool. Mus. Berlin n°75127), non encore complètement développé; un du 24. 5. 1901 d'Abrona, sur la Juba, Somalie (coll. Senckenberg n°12182); un du 7. 2. 1923 de Suk-Marakwet, Kénya (coll. British Museum n°1924. 11. 11. 66) et un du 28. 11. 1971 d'Arero, Ethiopie (coll. MNHN n°1990-7).

Afin de dégager les grands traits de la variation au sein de l'espèce, nous avons arbitrairement réparti les spécimens examinés dans 14 régions géographiques (fig. 1 et tab. 1).

Fig. 1: Distribution des spécimens examinés pour la présente analyse de la variation géographique de *Cursorius* (= *Rhinoptilus*) *cinctus*. La distribution de l'espèce (matérialisée par un trait continu) est indiquée en tenant compte des données de Ash & Miskell (1983), de Maclean & Urban (1986) et de Lewis & Pomeroy (1989). Les cercles blancs désignent les localités d'où proviennent des spécimens de coloration "pâle", les cercles noirs celles des spécimens roux, les carrés noirs celles des spécimens de coloration intermédiaire. Les carrés blancs marquent les localités dont les spécimens n'ont pas été examinés et dont on ignore la coloration. Les triangles noirs localisent les spécimens de la race *emini*.
Liste des localités (sont soulignées celles d'où les spécimens n'ont pas été examinés): 1: Abrona (Erlanger 1905), 2: Adaou, Kareyn Plain (Thesiger & Meynell 1935), 3: Afgoi (Zedlitz 1914), 4: Afmadu (Roche, MNHN), 5: Ania (Sharpe 1901), 6: Arero (MNHN), 7: Armaleh (Archer & Godman 1937), 8: Aurowin (Erlanger 1905), 9: Awash Station (Gadjacs 1954), 10: Belet Amin (coll. Patrizi), 11: Belet Mamo (Musée de Gênes), 12: Berbera (Shelley 1895), 13: Biji (Sharpe 1901), 14: Bir Kaboba (Erlanger 1905), 15: Bissidimo (Zapphiro AMNH), 16: Bulhar (Sharpe 1901), 17: Burao (Archer & Godman 1937), 18: Chandlers Falls (Van Someren, AMNH et Lonnberg 1911), 19: D̆aborlak (Archer & Godman 1937), 20: Dagabur (Elliott 1897), 21: Dari Mts, (Andersen, Museum A. Koenig, Bonn), 22: Dire Dawa (Chicago, MNHN, Tervuren), 23: Dogge (Erlanger 1905), 24: Dönje Erok (Zedlitz 1914), 25: Dsiddo (Kovacs, AMNH), 26: Dubbar (Archer & Godman 1937), 27: Gebileh = Gibile (Archer), 28: Gedaïs (Philipps 1898), 29: Giohar (Musée de Florence), 30: Gololotta (Erlanger 1905), 31: Gondokoro, Bari (Heuglin 1863, Muséum de Vienne), 32: Guaso Nyiro (Lonnberg 1911, BMNH), 33: Gudji (Neumann 1904), 34: Hargeisa (Archer & Godman 1937, Chicago), 35: Haud (Elliott 1897), 36: Helene, lac (Zapphiro, BMNH), 37: Herer Goder (Zapphiro, AMNH), 38: Iscotro (BMNH), 39: Isiolo (AMNH) 40: Jebier (Van Someren, Chicago), 41: Jipe, lac (Andersen, Museum A. Koenig, Bonn), 42: Kerio (Van Someren, AMNH), 43: Lambo, lac (BMNH), 44: Lammo (Sharpe 1895), 45: Lekiundu (Lonnberg 1911), 46: Luku (Chicago), 47: Mahaka, Dodoma (AMNH), 48: Makomi Mbuga (Elliot, BMNH), 49: Mandaira (Van Someren, Chicago), 50: Marakwet (BMNH), 51: Metti Wonda (Zapphiro, Coryndon Museum), 52: Milele (Caldwell, AMNH), 53: Mkaramo (Neumann 1904), 54: Mueressi, Turkwell (Turner, AMNH), 55: Nazareth (Linsenmair, Senckenberg Museum), 56: Neghelli (MNHN), 57: Ngamotok (Lowe, BMNH), 58: Njoro (Lonnberg 1911), 59: Ourso (Friedmann 1930), 60: Scamuje (Emin, fide Neumann 1904), 61: Schebelli (Donaldson-Smith, AMNH), 62: Selou (Sharpe 1895), 63:


Ethiopie
Somalie
Kenya
Ouganda
Tanzanie
1
2
3
4
5
6
7
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79

Shalla, lac (MNHN), 64: Shinyanga (BMNH), 65: Suksodi (Archer & Godman 1937), 66: Tara = Toro (Neumann 1904), 67: Tertale (Friedmann 1930), 68: Tingatinga (BMNH), 69: Tug Merodileh (Archer & Godman 1937), 70: Uasha Uaha = Uasca Uaca (Toschi 1959), 71: Ukerewe, île (Museum Berlin), 72: Ulugu (BMNH), 73: Unsi (Van Someren, Chicago), 74: Useri Riv. (BMNH), 75: Wadera (MNHN), 76: Waghar (Bury, Archer & Godman 1937), 77: Wareir (Zapphiro, AMNH), 78: Yavello (Benson 1945 et MNHN), 79: Ziwani (Tervuren).

Tableau 1: Répartition géographique des spécimens examinés.

zone	
I	Ethiopie: Rift Valley (de Gudji et du lac Abaya à Awash Station).
II	Ethiopie: plaine Danakil jusqu'au Garabursi.
III	Somalie: ouest de l'ex-Somaliland (région d'Hargeisa).
IV	Somalie: centre de l'ex-Somaliland (de Berbera à Burao).
V	Ethiopie: de Harrar à Haud et Luku.
VI	Ethiopie: Ogaden de Lammo à Schebelli.
VII	Somalie: haute vallée de la Juba (d'Unsi à Abrona).
VIII	Ethiopie: de Neghelli à Uasca Uaca
IX	Somalie: région côtière et basse vallée de la Juba.
X	Centre du Kénya.
XI	Est du Kénya (+ Soudan).
XII	Bordure Kénya-Tanzanie.
XIII	Nord-ouest de la Tanzanie (*emini*).
XIV	Zambie, Zimbabwe et Angola (*seebohmi*).

Pour l'analyse morphométrique de notre matériel, nous avons utilisé les immatures au même titre que les adultes mais nous avons exclu les juvéniles précités et cinq autres spécimens passant du stade juvénile au stade immature I: ceci pour éviter d'introduire une variation due au fait que la croissance (notamment des tarses) de ces individus ne paraissait pas terminée. Nous n'avons donc retenu que 140 spécimens.

Pour chacun, nous avons mesuré: (AP) = longueur de l'aile pliée, par extension maximum et effacement de la cambrure; (QU) = longueur de la queue, de la base des médianes à l'extrémité des rectrices les plus longues; (BE) = longueur du bec, du front à l'extrémité du culmen, (TA) = longueur du tarse, de l'articulation tibio-tarsométatarsienne, crête interne du talon, à celle avec le doigt III, trochlée digitale médiane. Nous avons aussi noté (CO) = type de coloration des parties supérieures, avec CO1 = coloration claire ou ocre, CO2 = coloration de type intermédiaire et CO3 = coloration rousse.

Pour définir le graphisme des rectrices externes, nous avons, pour chaque oiseau examiné, dessiné les quatre rectrices externes (généralement celles de droite, en vérifiant toujours que les dessins étaient symétriques). Ceci nous a permis de quantifier (RE) = étendue du blanc aux côtés de la queue en notant 0 (pas de pigment sombre), 0.25, 0.50, 0.75 ou 1 (entièrement sombre) chaque sixième de vexille, ce qui donnait une quotation comprise entre 0 (cas où les quatre rectrices auraient été entièrement blanches) et 48 (rectrices sans blanc). Nous avons également compté, sur le vexille externe de la deuxième rectrice (l'avant-dernière vers l'extérieur), (BA) = nombre de barres en plus de la barre noirâtre subterminale. Ces deux paramètres quantitatifs permettent d'appréhender objectivement la variation du graphisme (cf. tab. 3 et fig. 3).

Pour cerner de manière globale la variation géographique, nous avons procédé à une analyse factorielle des correspondances (AFC, détails in Erard 1975a) sur la totalité du matériel dont nous disposions. Nous avons retenu les variables suivantes: (AP), (QU), (BE), (TA), (CO), (BA) et (RE). Les variables quantitatives ont été découpées en classes qualitatives. De même que la variable qualitative (CO), ces classes ont été traitées en variables logiques. Le tableau 6 précise le découpage auquel nous avons procédé. La matrice finale analysée est de dimensions 27 x 140. Ni le sexe, ni l'origine géographique des spécimens n'ont été utilisés en tant que variables dans l'analyse mais ont été pris en considération au niveau des identificateurs.

En complément, nous avons également utilisé le logiciel STATGRAPHICS (STSC) pour des analyses discriminantes. Nous avons discriminé les individus de trois manières: (a) en les classant dans les trois catégories correspondant aux populations (1), (2) et (3) que nous avons distinguées lors des analyses univariées (voir texte); (b) en les plaçant dans ces mêmes catégories mais en séparant les intermédiaires (1 x 2) et (2 x 3); (c) en prenant en considération la zone de laquelle ils proviennent (zones I à XII du tableau 1). Les discriminations s'appuient sur les variables: (AP), (QU), (BE), (TA), (CO), (RE) et (BA).

Les analyses discriminantes ont été faites d'une part sur l'ensemble des spécimens et, d'autre part, en séparant les mâles des femelles. Ces diverses analyses conduisant aux mêmes conclusions, nous ne présentons ici que celles qui traitent séparément les mâles et les femelles.

Les discriminations ont été opérées sur la zone d'origine. Nous avons tout d'abord utilisé les zones I à XII du tableau 1. Nous avons ensuite procédé à un regroupement en 3 grandes zones, en évitant de placer dans des zones différentes des localités qu'aucune barrière naturelle ou distance importante ne sépare. Nous avons ainsi retenu:

(1) le regroupement des zones I, II, III (sauf Bissidimo et Herer Goder) et IV (sauf Burao), en incluant Uasca Uaca (VIII), localité dans la plaine de l'Omo, entre Kaffa et Gemu-Goffa, dans le prolongement de la zone I.

(2) le regroupement des zones V, VI (Lammo), VIII (sauf Uasca Uaca), X, XI et XII, en ajoutant Bissidimo et Herer Goder (localités séparées de celles de la zone III par la chaîne de montagnes qui s'étend d'Awash à Jijiga), ainsi que Burao (prolongement naturel vers l'est de la zone V: bordure nord de l'Haud).

(3) le regroupement des zones VII et IX, en incluant la localité de Schebelli (VI) qui jouxte la zone VII et n'est pas, comme Lammo, située sur les plateaux éthiopiens de l'Ogaden.

Données antérieures sur la variabilité de la sous-espèce nominale

L'examen de la littérature révèle que la variation de coloration que nous avons décelée avait déjà intrigué les taxinomistes et suscité des controverses.

Neumann (1904: 330), parlant d'un spécimen éthiopien de Gudji, près du lac Abaya, dit qu'il est, tout comme un spécimen de Massa, sur le cours inférieur de la Tana, au Kénya, et un autre de Scamuje en Tanzanie (c.-à-d. en fait un *emini*), plus terne et bien moins roussâtre dessus que des spécimens de Mkaramo et de Taro, sur la bordure orientale de la steppe Masaï. Faute de matériel, il ne peut en tirer aucune conclusion.

Erlanger (1905: 60), analysant sa collection d'Ethiopie et de Somalie, en y ajoutant les spécimens de Neumann de Mkaramo et de Scamuje, constate lui aussi une différence entre les oiseaux du Garabursi (frontière entre l'Ethiopie et l'ex-Somaliland; pour des raisons de commodité, nous conserverons les appellations des anciennes divisions de la Somalie: ex-Somaliland et ex-Somalie italienne), de la basse Juba et de Scamuje qui s'opposent, par leur teinte brun-gris, aux oiseaux brun-roux de l'Arussi-Gallaland, de la haute Juba et de Mkaramo. Il suspecte l'existence de deux formes géographiques mais, en raison de l'insuffisance de son matériel, laisse la question ouverte.

La première révision systématique est celle de Zedlitz (1914: 622—625) dont les conclusions ont prévalu jusqu'à nos jours. Cet auteur s'appuie sur des critères de taille (longueur de l'aile pliée et du tarse), d'étendue et de répartition du blanc sur les rectrices externes. Pour lui, les variations de coloration observées sont à mettre en relation avec l'âge des individus: les roux seraient des juvéniles et des immatures, les gris des adultes. Il remarque toutefois que ces critères d'âge n'apparaissent que sur du matériel référable à la sous-espèce nominale. Il fait ainsi état d'un jeune *seebohmi* qui n'est pas plus roux que les adultes, aussi considère-t-il que ce caractère est propre au jeune *cinctus*. Au vu du matériel qu'il a examiné (spécimens de Neumann et d'Erlanger auxquels il ajoute ceux qu'il a lui-même obtenus à Afgoi), il est évident que Zedlitz ne pouvait pas correctement appréhender la variation géographique des populations qu'il réunit dans la forme nominale.

Etudiant la série recueillie par la Childs Frick Expedition, Friedmann (1930: 188—190) tient pour acquise l'opinion de Zedlitz d'une variation de coloration liée à l'âge et admet aussi les conclusions taxonomiques de cet auteur. Toutefois, vraisemblablement à la suite d'une erreur de traduction, il inverse les données d'âge de Zedlitz puisqu'il considère que les sujets gris sont des subadultes. Il ne s'attarde pas sur la coloration des spécimens autrement que pour noter que celui d'Ourso (25 km à l'ouest de Dire Daoua) est nettement plus gris que les autres, et qu'un autre de Mkalama en Tanzanie (en fait un *emini*), pris sur son oeuf, est lui aussi du type gris. Il remarque également que, sur les spécimens dont il dispose, la longueur de l'aile et celle du tarse ne sont pas corrélées bien que les trois exemples qu'il donne suggèrent qu'elles le soient négativement.

Le problème de la variabilité des populations *„cinctus"* est de nouveau relancé par Benson (1945: 400) qui compare des spécimens du sud de l'Ethiopie (région de Yavello) à d'autres du Kénya (du sud-ouest du lac Rudolf, de la basse Juba et de la Northern Guasso Nyiro River). Cet auteur observe que, par rapport à ceux du second, les spécimens du premier lot sont plus grands et plus roux; en outre les dessins marron de leur collier apparaissent plus foncés et leur ponctuation pectorale mieux marquée. Il ne pense pas à des différences liées à l'âge mais plutôt à une séparation subspécifique. Toutefois, estimant son matériel insuffisant, il se borne à soulever le problème.

Definition de critères d'âge

Pour comprendre la variation géographique de l'espèce, il était important de pouvoir estimer l'âge des spécimens. Le matériel que nous avons réuni permet une approche du problème de la succession des plumages. Nous ne discuterons pas ici le duvet néoptile, nous renvoyons le lecteur au travail de Kemp & Maclean (1973a).

Plumage juvénile: La coloration générale est identique à celle des adultes, n'étant pas plus rousse comme le dit Zedlitz. Les dessins du collier et des rectrices externes sont ceux de l'adulte. Les plumes du dos, petites, confèrent aux parties supérieures un aspect très écaillé. Les caractères distinctifs résident dans le graphisme des scapulaires, des rémiges secondaires internes et des rectrices médianes qui sont en effet très bigarrées (cf. fig. 2).

Plumages immatures: La première livrée immature (stade I), acquise après la mue juvénile, conserve des rémiges, rectrices et grandes scapulaires de type juvénile, les autres plumes présentant leur aspect définitif.

Une autre mue donnerait un second plumage immature (stade II) dont les rémiges secondaires internes et les rectrices médianes seraient encore marquées de quelques dessins de type juvénile (cf. fig. 2). L'existence de ce deuxième plumage immature est attestée par des spécimens en mue et sur lesquels sont discernables des plumes immatures usées et d'autres, de même type, en croissance.

La principale conclusion est qu'il n'existe pas de nette variation de coloration en fonction de l'âge.

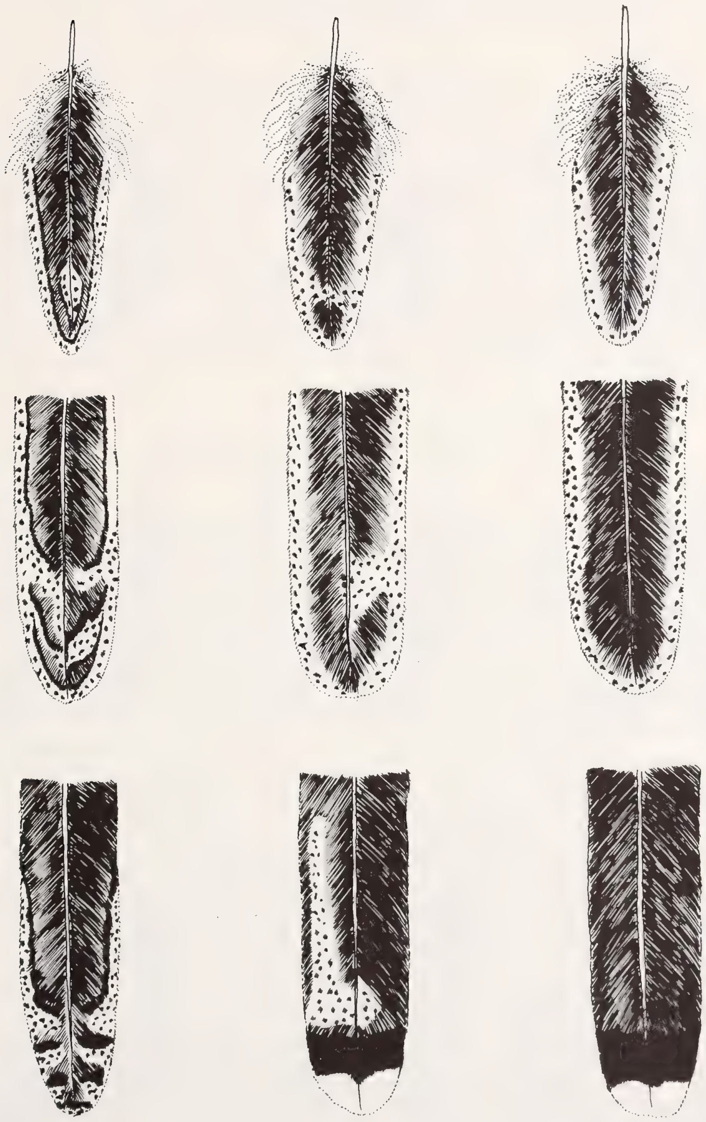


Fig. 2: *Cursorius* (= *Rhinoptilus*) *cinctus*: pattern des scapulaires (ligne du haut), des rémiges secondaires internes (ligne du centre) et des rectrices médianes (ligne du bas) selon qu'il s'agit d'un juvénile (colonne de gauche), d'un immature (colonne du milieu) ou d'un adulte (colonne de droite). Figurés: hachures = brun; pointillé = roussâtre; noir = noir; blanc = blanc.

Nous préciserons ici avoir collecté, en novembre 1971, dans le Sidamo, sud de l'Ethiopie, deux femelles immatures (transition des stades I et II) dont les organes génitaux montraient qu'elles étaient sexuellement mûres: l'une présentait un oviducte dilaté et un ovocyte de 3 mm, l'autre un ovocyte de 5 mm.

Différences selon les sexes

Si les femelles tendent, dans l'ensemble, à posséder des ailes légèrement plus courtes que celles des mâles, la différence essentielle porte sur la longueur du tarse: dans une population donnée, la moyenne des longueurs du tarse des femelles est inférieure de 3—4 mm à celle des mâles (cf. tableaux 4 et 5). Chez cette espèce, la longueur du tarse étant un caractère taxinomique important, il convient donc, dans l'analyse de la variation géographique, de considérer les individus selon leur sexe, ce qui ne semble pas avoir été fait jusqu'à présent. On remarquera qu'il ne paraît pas exister de différence appréciable dans le graphisme des rectrices externes.

Etude de la variation géographique

Analyses univariées

Coloration: Les oiseaux ordinairement rattachés à la forme nominale (zones I à XII) montrent deux types de coloration des parties supérieures qui contrastent fortement lorsqu'on examine des séries ou même des individus isolés:

1) un type „clair" caractérisé par une teinte générale beige grisâtre (plumes brun-gris terne, lisérées de beige plus ou moins blanchâtre);

2) un type "roux" donnant un ensemble brun-roux chaud (plumes sépia foncé, ourlées de roux cannelle).

Le type clair caractérise les spécimens des zones I, II et IX; le type roux ceux des zones VIII et XII (les deux sujets clairs de la zone VIII proviennent de Uasca Uaca et s'inscrivent en fait dans le prolongement de la zone I). Des intermédiaires et des individus des deux types apparaissent dans les autres zones (cf. tab. 2).

D'une manière générale, les individus roux se répartissent de la bordure méridionale de l'ex-Somaliland au Kénya, à travers le sud de l'Ethiopie. Le phénotype clair se rencontre dans le reste de l'Ethiopie, le nord de l'ex-Somaliland et dans l' ex-Somalie italienne. La transition entre les deux types de coloration est assurée par des intermédiaires dans l'ex-Somaliland, l'est de l'ex-Somalie italienne et le nord du Kénya.

Les populations des zones XIII et XIV appartiennent au type clair bien que les individus de la zone XIII montrent aux plumes du manteau des lisérés plus fauves que chez les sujets clairs des zones I à XII et même que chez ceux de la zone XIV. Dans cette dernière zone, les spécimens présentent en effet une coloration de fond plus chamois, moins fauve, que celle des individus de la zone XIII. Ils sont plus cannelle que ceux des zones I à XII; toutefois, certains oiseaux de l'est du Zimbabwe le sont un peu plus que les autres, sans néanmoins posséder la teinte générale des spécimens roux ni même de ceux que nous avons qualifiés d'intermédiaires. Les deux oiseaux d'Angola (près d'Humbe, Mossamedes) que nous avons examinés sont les plus pâles de tous (toutes sous-espèces réunies), avec des lisérés fauve clair: ces spéci-

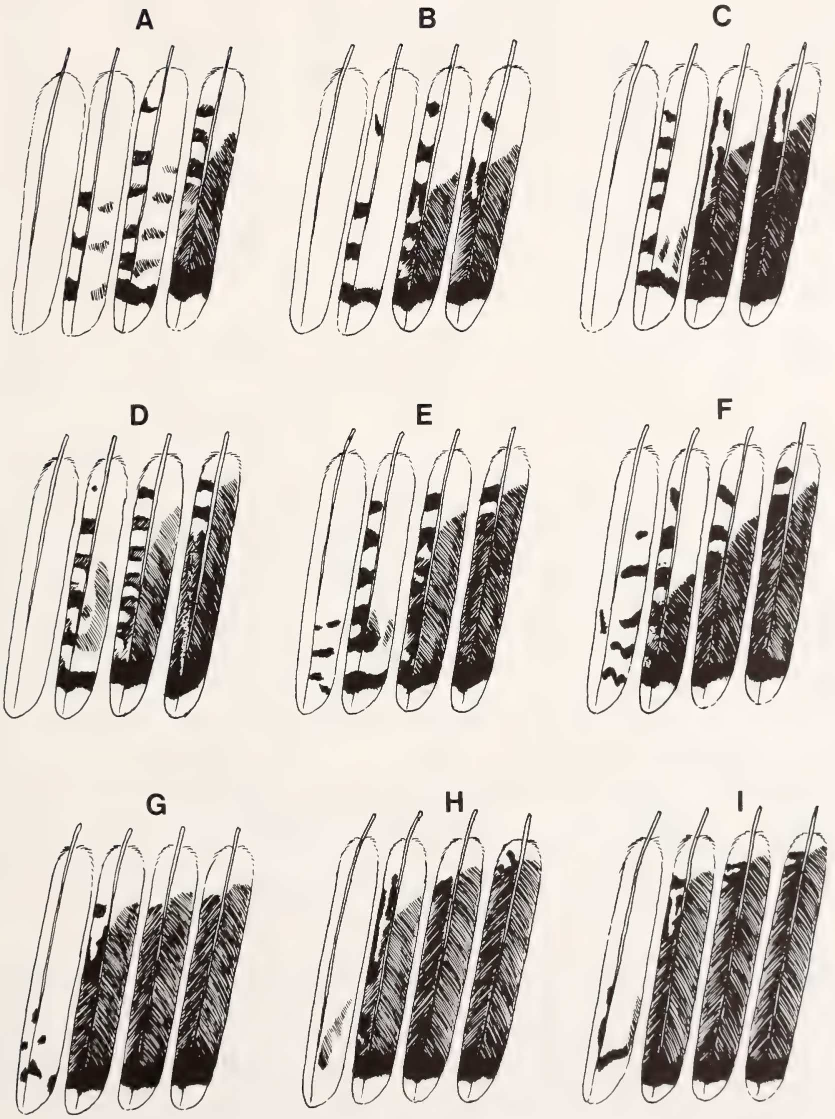


Fig. 3: Variation du pattern des quatre rectrices externes chez *Cursorius* (= *Rhinoptilus*) *cinctus*. Indices d'étendue du blanc: A: 11,25; B: 13,25; C: 15,50; D: 17,75; E: 20,25; F: 22,25 G: 25; H: 26,75; I: 30.

Tableau 2: Répartition des types de coloration.

zone	ocre	intermédiaire	roux	total
I	9	—	—	9
II	8	—	—	8
III	6	6	2	14
IV	6	5	1	12
V	—	1	4	5
VI	—	2	1	3
VII	—	2	2	4
VIII	2	—	22	24
IX	12	1	—	13
X	2	7	5	14
XI	2	3	3	8
XII	1	1	7	9
XIII	12	—	—	12
XIV	16	—	—	16
Total	76	28	47	151

mens ayant été collectés en 1906, on peut suspecter un vieillissement des teintes en collection; néanmoins, du matériel supplémentaire serait bien utile.

Nous n'avons pas décelé de variation géographique bien nette dans la coloration pectorale. L'intensité de la ponctuation varie individuellement. Les spécimens de la zone XIV (*seebohmi*) présentent toutefois tous les branches du V du collier marron très mêlées de brun noir. Ce caractère se retrouve aussi, mais atténué, chez les *emini* (zone XIII) et les individus *"cinctus"*, sauf la majorité de ceux de la zone IX et bon nombre de ceux de la zone X, qui ont un collier quasi uniformément marron pâle. La différence nous paraît toutefois insuffisante pour, à elle seule, constituer un bon caractère taxinomique.

En revanche, le graphisme des rectrices externes revêt une grande importance. Les variations individuelles sont parfois importantes mais on retrouve les conclusions de Zedlitz, à savoir que les *emini* et les *seebohmi* ont moins de blanc aux rectrices externes et une seconde rectrice moins barrée que les oiseaux du Kénya, de Somalie et d'Ethiopie.

Proportions: Les tableaux 4 et 5 rendent compte des mensurations prises sur les spécimens. La variabilité est assez grande dans chaque zone, cependant quelques nettes tendances en émergent. Les oiseaux du sud de la Somalie (ex-partie italienne) et du nord-est du Kénya (zones IX, X et XI) se caractérisent par leur petite taille (longueurs d'aile et de queue) et leurs tarses relativement longs. Les *seebohmi* (zone XIV) se remarquent à leur grande taille et à la longueur de leurs tarses.

Conclusion: En combinant les variations de coloration et de proportions, nous pouvons distinguer les populations suivantes:

(1) les oiseaux du centre et du nord-est de l'Ethiopie (zones I et II) caractérisés par une taille, des tarses et un graphisme des rectrices que nous qualifierons de "moyens"

Tableau 3: Variations du graphisme des rectrices externes. RE = étendue du blanc (plus l'indice est faible, plus le blanc est étendu). BA = nombre de barres sur le vexille externe de la 2e rectrice. Pour chaque entrée, sont indiqués de haut en bas: la moyenne, l'intervalle observé (entre parenthèses) et le nombre d'individus examinés.

Zone	males		femelles	
	RE	BA	RE	BA
	20,0	3,0	19,5	4,0
I	(12,25–23,75)	(0–5)	(15,75–23,00)	(2–6)
	5	5	4	4
	21,6	5,0	21,1	5,4
II	(20,75–21,75)	(4–6)	(20,00–22,25)	(5–6)
	3	3	4	5
	19,4	4,8	20,9	4,9
III	(15,75–21,00)	(4–5)	(18,25–23,75)	(4–7)
	4	5	8	8
	21,5	3,6	19,4	4,8
IV	(17,00–26,75)	(2–5)	(16,00–23,25)	(4–6)
	5	5	5	5
	14,4	3,5	—	—
V	(11,25–17,25)	(2–5)	(19,75)	(4)
	4	4	1	1
VI	(17,75–18,50)	(4–5)	(21,00)	(5)
	2	2	1	1
VII	—	—	(14,50)	(3)
	—	—	1	1
	20,1	4,4	20,6	3,9
VIII	(17,25–23,25)	(3–5)	(16,75–22,50)	(2–6)
	10	10	8	9
	18,4	5,2	20,6	4,7
IX	(15,00–22,25)	(4–7)	(18,50–23,25)	(3–6)
	4	4	7	7
	17,8	3,6	17,9	4,3
X	(13,25–23,75)	(2–4)	(14,75–23,25)	(3–6)
	6	6	6	6
	18,3	4,2	—	—
XI	(15,00–21,75)	(4–5)	(12,75)	(2)
	5	2	1	1
	19,0	4,3	17,9	5,0
XII	(15,50–22,25)	(3–5)	(15,50–21,75)	(4–6)
	3	3	4	4
	24,2	0,7	24,0	1,5
XIII	(21,75–26,50)	(0–1)	(20,25–26,25)	(1–2)
	4	4	6	6
	25,9	1,3	—	—
XIV	(21,00–29,50)	(0–4)	(24,50–30,00)	(0–1)
	12	14	2	2

et par une coloration de type clair. Ils se retrouvent dans le nord de la Somalie (zones III et IV) où, la présence de spécimens de coloration rousse et intermédiaire en attestant, ils entrent en contact avec la population (2), voire même la (3) (présence d'individus de petite taille).

Tableau 4: Mensurations des mâles *Cursorius cinctus*. Les mensurations sont exprimées en mm. “Tarse % Aile” et “Queue % Aile” correspondent aux longueurs relatives du tarse et de l’aile, exprimées en pourcents par rapport à la longueur de l’aile pliée.

Zone	Aile	Queue	Bec	Tarse	Tarse % Aile	Queue % Aile
I	164,6	82,2	20,6	65,9	40,0	49,9
	(162,5−166,0)	(79,5−87,5)	(19,5−21,5)	(61,0−68,5)	(36,8−41,8)	(48,5−53,8)
	5	5	5	5	5	5
II	166,5	83,8	20,0	63,7	38,2	50,3
	(159,0−170,0)	(82,0−86,0)	(19,5−21,0)	(63,5−64,0)	(37,3−38,8)	(49,7−50,7)
	3	3	3	3	3	3
III	163,0	82,8	20,5	64,5	39,7	50,9
	(157,5−166,5)	(80,0−85,5)	(19,5−21,5)	(61,5−68,0)	(36,9−42,2)	(49,2−53,0)
	6	6	6	6	6	6
IV	162,0	82,7	19,5	66,1	40,8	51,1
	(158,0−165,5)	(80,0−86,0)	(18,5−20,0)	(64,5−70,5)	(37,3−43,9)	(49,5−52,2)
	6	6	5	6	6	6
V	161,6	85,6	20,0	63,6	39,4	52,9
	(155,0−168,5)	(84,0−88,5)	(19,5−20,5)	(61,5−65,0)	(36,5−40,9)	(51,8−54,2)
	4	4	4	4	4	4
VI	(158,5−162,0)	(80,0−85,0)	(19,0−19,5)	(63,5−79,5)	(39,2−44,5)	(50,5−52,5)
	2	2	2	2	2	2
VII	(158,5)	(81,5)	(19,0)	(63,5)	(40,1)	(51,4)
	1	1	1	1	1	1
VIII	163,5	82,3	20,5	64,9	39,7	50,3
	(156,0−167,5)	(77,0−88,0)	(19,0−22,0)	(61,0−70,5)	(37,5−43,4)	(46,5−52,8)
	10	10	10	10	10	10
IX	153,0	77,2	20,2	67,4	44,0	50,5
	(151,0−154,5)	(75,0−81,0)	(19,0−22,0)	(66,5−68,0)	(44,0−44,1)	(49,7−52,4)
	4	4	4	4	4	4
X	161,3	80,1	20,2	65,6	40,6	49,6
	(157,5−165,5)	(73,5−85,5)	(19,0−21,5)	(61,0−70,0)	(38,2−42,7)	(46,7−52,8)
	7	7	7	7	7	7
XI	155,5	76,9	19,9	65,7	42,2	49,5
	(153,0−157,0)	(74,5−79,5)	(18,5−20,5)	(61,5−68,0)	(39,3−44,4)	(48,6−51,9)
	5	5	4	5	5	5
XII	164,5	82,7	20,0	67,0	40,7	50,2
	(163,0−166,0)	(81,5−84,5)	(19,0−20,5)	(63,5−73,0)	(38,8−44,4)	(49,1−51,8)
	3	3	3	3	3	3
XIII	161,8	79,7	19,6	66,7	41,2	49,2
	(159,5−163,5)	(78,5−82,5)	(19,0−20,0)	(65,0−68,0)	(40,7−41,6)	(48,1−50,9)
	5	5	5	5	5	5
XIV	168,1	83,5	20,2	70,3	41,8	49,7
	(164,0−173,0)	(81,5−86,5)	(19,0−20,5)	(65,5−73,5)	(38,7−43,9)	(47,9−51,2)
	14	14	14	14	14	14

(2) les oiseaux du sud-est de l’Ethiopie, de l’ouest et du sud du Kénya (zones V, VIII et XII) se différencient des précédents par la coloration rousse de leurs parties supérieures. Ils donnent lieu à des intermédiaires avec les populations (1) (cf. ci-dessus) et (3) (dans les zones VI, VII, X et XI).

(3) les oiseaux du sud de la Somalie (ex-partie italienne) (zone IX) se distinguent

Tableau 5: Mensurations des femelles *Cursorius cinctus*.

Zone	Aile	Queue	Bec	Tarse	Tarse % Aile	Queue % Aile
	165,0	82,2	19,7	62,2	37,7	49,8
I	(161,5−169,5)	(77,5−86,0)	(18,5−21,0)	(59,0−64,5)	(34,8−39,1)	(47,9−52,4)
	4	4	4	4	4	4
	158,4	81,1	20,1	59,0	37,2	51,1
II	(153,0−162,5)	(75,5−84,5)	(19,0−21,5)	(57,0−61,5)	(35,8−38,6)	(49,3−53,1)
	5	5	5	5	5	5
	161,2	82,9	19,6	59,7	36,9	51,3
III	(157,5−168,0)	(79,0−86,5)	(19,0−20,0)	(54,0−66,0)	(33,5−41,9)	(49,2−52,8)
	8	8	8	8	8	8
	160,1	81,2	20,5	62,1	38,8	50,7
IV	(152,5−164,5)	(79,0−84,0)	(19,5−21,5)	(56,5−69,0)	(34,3−42,8)	(48,3−52,0)
	5	5	5	5	5	5
V	(167,0)	(83,0)	(20,0)	(58,5)	(35,0)	(49,7)
	1	1	1	1	1	1
VI	(161,5)	(85,0)	(19,5)	(68,5)	(42,4)	(52,6)
	1	1	1	1	1	1
VII	(158,5−155,0)	(82,5−83,5)	(20,0−20,0)	(63,5−65,5)	(40,9−43,8)	(53,9−55,2)
	2	2	2	2	2	2
	165,8	82,9	20,9	62,9	38,2	50,0
VIII	(159,0−175,5)	(76,5−88,5)	(19,5−21,5)	(59,0−67,0)	(35,8−41,3)	(47,5−52,5)
	10	10	10	9	9	9
	155,6	78,2	20,5	64,5	41,6	50,3
IX	(151,0−160,5)	(73,0−82,5)	(20,0−21,0)	(60,0−69,0)	(38,8−44,1)	(48,3−51,9)
	7	7	7	6	6	7
	158,3	79,1	20,7	65,6	41,4	49,9
X	(155,5−163,0)	(73,5−83,0)	(19,5−22,0)	(61,0−67,5)	(38,9−41,1)	(46,5−52,1)
	7	7	6	7	7	7
XI	(165,5)	(79,0)	(19,5)	(62,0)	(39,6)	(50,4)
	1	1	1	1	1	1
	164,0	80,7	—	66,2	40,4	49,2
XII	(161,5−166,0)	(79,0−84,5)	(20,0−22,0)	(65,0−67,5)	(39,1−41,8)	(48,3−50,9)
	4	4	2	4	4	4
	165,1	79,2	20,9	68,5	41,3	47,9
XIII	(159,5−170,0)	(74,0−82,0)	(19,5−23,0)	(66,5−73,0)	(40,5−42,9)	(47,0−49,8)
	6	6	6	5	5	5
XIV	(165,5−166,0)	(83,0−83,0)	(21,0−21,0)	(66,0−69,5)	(39,7−41,9)	(50,0−50,1)
	2	2	2	2	2	2

de ceux de la population (1) par leur petite taille et leurs longs tarses. Les spécimens du nord-est du Kénya (zones X et XI) bien que très variables quant à leur coloration présentent des caractéristiques biométriques très proches.

(4) les oiseaux de Tanzanie (zone XIIII) différenciables de ceux de la population (1) surtout par le graphisme différent de leurs rectrices externes (plumes moins barrées et avec des plages blanches réduites), ainsi que par leurs tarses plus allongés et leur coloration de type clair, mais avec une tonalité nettement plus fauve.

(5) les oiseaux du Zimbabwe, de Zambie et d'Angola (zone XIV) séparables des précédents par leur taille supérieure et leurs tarses encore plus grands, ainsi que par leur manteau de type clair mais plus chamois, moins fauve.

Avec les populations (4) et (5), nous retrouvons respectivement les sous-espèces *emini* et *seebohmi*. La sous-espèce nominale paraît devoir être fragmentée. Un juvénile, provenant du Bari (Soudan), conservé au Muséum de Vienne et que Zedlitz (loc. cit.) a considéré comme cotype de *cinctus*, est du type roux. La population (2) serait donc référable à cette forme mais, comme nous allons le voir plus loin, ce n'est pas aussi simple. Le problème se pose également de déterminer quel nom donner aux populations (1) et (3).

Nous ouvrirons ici une parenthèse pour souligner une différence de poids (masse corporelle) entre les individus *"cinctus"* et les *seebohmi*. Dans leur synthèse, Maclean & Urban (1986: 216) ne mentionnent qu'une seule donnée pondérale (mâle 125 g) pour *seebohmi*, et rien pour les autres. Or, nous pouvons faire état de nos propres données sur *"cinctus"* et de celles figurant sur les étiquettes de certains spécimens *seebohmi* que nous avons examinés. Tout d'abord, nous préciserons n'avoir pas décelé de différence selon le sexe ou l'âge des individus. Trois spécimens *"cinctus"* clairs provenant des zones I et II ont un poids moyen équivalent de celui de seize roux de la zone VIII: respectivement 120 g (110—130) et 113,5 g (96—125). En revanche, six *seebohmi* ont un poids moyen de 137,0 g (132—141).

Analyses multivariées

Pour asseoir davantage notre opinion de la nécessité d'une fragmentation de la sous-espèce nominale, nous avons, comme nous l'avons fait pour *Mirafra gilleti* (Erard 1975a) et pour *Phylloscopus collybita* (Erard & Salomon 1989), analysé notre matériel par des méthodes multifactorielles.

AFC sur l'ensemble des spécimens: Les 6 premiers facteurs de l'analyse factorielle des correspondances qui porte sur l'ensemble des spécimens extraient respectivement 13,3 %, 9,9 %, 9,1 %, 8,1 %, 7,2 % et 6,8 % de la variance.

Le plan F1 x F2 (fig. 4) montre que le pattern des rectrices, à savoir l'étendue du blanc (RE décroissant sur F1) et le nombre de barres (BA croissant sur F1), varie géographiquement de manière très importante. Dans cette variation, les mensurations interviennent aussi: la longueur de la queue (QU) croît selon F2, celle de l'aile pliée (AP) augmente sur F2 mais décroît sur F1, celle du tarse (TA) diminue tant sur F1 que sur F2. La coloration (CO), variable qualitative, joue à la fois sur F1 et sur F2.

Ainsi, dans le quadrant ($F1^+$, $F2^+$) des valeurs positives de F1 et de F2, se placent les individus caractérisés par une coloration rousse, beaucoup de blanc aux rectrices (faible valeur de RE) lesquelles sont bien barrées, un tarse relativement court, une longueur d'aile moyenne mais une queue allongée. Dans le quadrant ($F1^+$, $F2^-$), nous trouvons des individus qui présentent les mêmes patterns des rectrices que les précédents mais qui sont davantage associés à la coloration intermédiaire et surtout à la plus petite taille (aile, queue et tarse). Les individus du quadrant ($F1^-$, $F2^-$), se caractérisent par leur couleur claire, moins de barres et de blanc aux rectrices, des tarses très longs et ils sont plus grands que ceux de ($F1^+$, $F2^-$). Dans le quadrant ($F1^-$, $F2^+$), les individus sont, par leur coloration générale et le pattern de leurs rectrices, proches de ceux de ($F1^-$, $F2^-$) mais sont plus nettement associés aux plus grandes tailles.

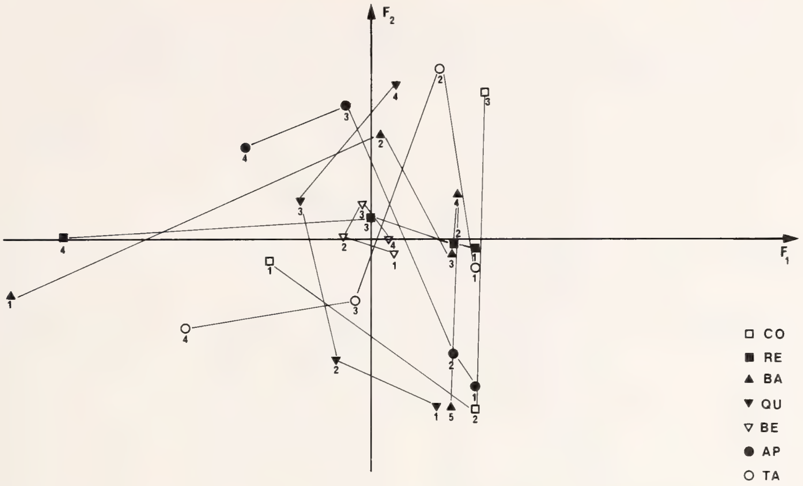


Fig. 4: Position des points-variables dans le plan (F1 x F2) de l'analyse factorielle des correspondances portant sur l'ensemble des spécimens. Pour la signification des lettres et chiffres (identificateurs), cf. tableau 6.

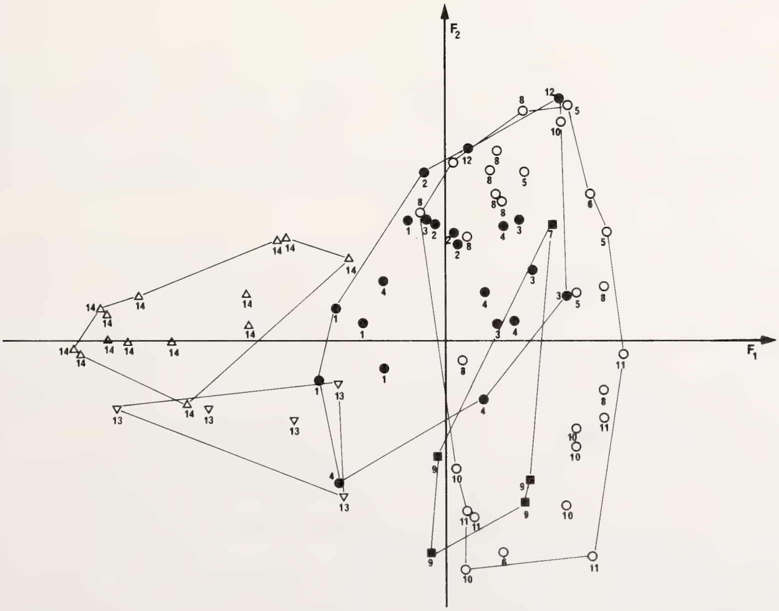


Fig. 5: Position des points-individus dans le plan (F1 x F2) de l'analyse factorielle des correspondances portant sur l'ensemble des spécimens: position des mâles. Les nombres placés à côté des symboles individuels correspondent aux zones géographiques du tableau 1.

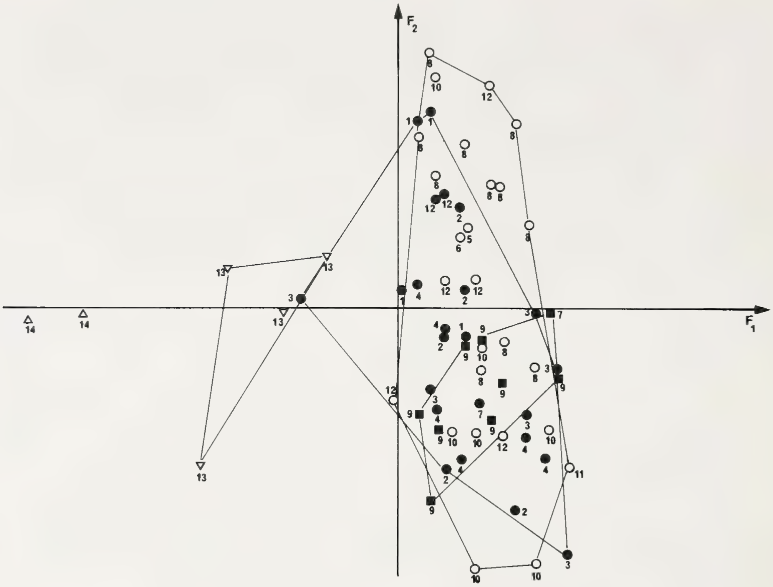


Fig. 6: Même chose que la figure 5, mais pour les femelles.

Sur ce plan F1 x F2, l'examen de la localisation des individus montre que les patterns sont plus apparents si l'on identifie les sexes. C'est pourquoi nous présentons sur des figures distinctes les mâles (fig. 5) et les femelles (fig. 6), mais en conservant à l'esprit que cette distinction n'est faite que pour la clarté du propos et qu'il ne s'agit en fait que d'une seule et même analyse.

Il est symptomatique de constater que, tant pour les mâles que pour les femelles, l'analyse sépare très nettement les individus des populations XIII (*emini*) et XIV (*seebohmi*), à la fois des autres et entre eux. Ceci prouve bien que ces deux formes sont des sous-espèces clairement différenciées, dont la distinction repose à la fois sur des patterns de coloration (notamment des rectrices) et sur des caractères biométriques.

Si maintenant nous considérons l'ensemble des individus classiquement rangés dans la sous-espèce nominale *cinctus*, nous remarquons que:

a) chez les mâles (fig. 5), une certaine variation géographique apparaît. Ainsi, les individus des zones IX, X et XI, essentiellement localisés dans le quadrant ($F1^+$, $F2^-$), sont plus petits que les autres et montrent un plus grand nombre de barres aux rectrices. Ceux des zones I et II, placés surtout dans le quadrant ($F1^-$, $F2^+$) s'avèrent plus grands et plus pâles que ceux des zones V, VIII et XII ($F1^+$, $F2^+$) qui sont associés à la coloration rousse. Les individus des zones III et IV paraissent occuper une position intermédiaire entre ceux des zones I et II et ceux de la zone VIII.

b) chez les femelles (fig. 6), on observe les mêmes tendances que chez les mâles, mais les regroupements apparaissent plus resserrés, plus chevauchants.

Tableau 6: Découpage des données pour l'analyse de l'ensemble des spécimens. AP = longueur de l'aile pliée; QU = longueur de la queue; TA = longueur du tarse; RE = étendue du blanc aux rectrices externes; BE = longueur du bec; BA = nombre de barres sur le vexille externe de la 2e rectrice; CO = coloration de fond des parties supérieures.

Identificateur	Description
AP 1	$149{,}5 < AP \leqq 158{,}5$
AP 2	$158{,}5 < AP \leqq 162$
AP 3	$162 < AP \leqq 165$
AP 4	$165 < AP \leqq 175{,}5$
QU 1	$73 < QU \leqq 79$
QU 2	$79 < QU \leqq 81$
QU 3	$81 < QU \leqq 83$
QU 4	$83 < QU \leqq 89$
TA 1	$54 < TA \leqq 62$
TA 2	$62 < TA \leqq 65$
TA 3	$65 < TA \leqq 67{,}5$
TA 4	$67{,}5 < TA \leqq 73{,}5$
RE 1	$11{,}1 < RE \leqq 18{,}1$
RE 2	$18{,}1 < RE \leqq 21{,}1$
RE 3	$21{,}1 < RE \leqq 23{,}6$
RE 4	$23{,}6 < RE \leqq 30{,}1$
BE 1	$BE \leqq 19{,}5$
BE 2	$BE = 20$
BE 3	$BE = 20{,}5$—21
BE 4	$BE \geqq 21{,}5$
BA 1	$BA = 0$—1
BA 2	$BA = 2$—3
BA 3	$BA = 4$—5
BA 4	$BA = 6$—7
CO 1	ocre
CO 2	intermédiaire
CO 3	roux

Ainsi donc, dans l'ensemble, les résultats de cette analyse multivariée portant sur la totalité des individus recoupent ceux des analyses univariées. De même, ils suggèrent que les populations classiquement tenues pour *cinctus* nominal, pouraient être fragmentées en trois sous-ensembles. Toutefois, par l'ensemble de leurs caractères, ces trois sous-ensembles sont moins différents entre eux que *seebohmi* et *emini* le sont de *cinctus* sensu lato.

D'autres analyses (des AFC partielles) été effectuées pour vérifier ces résultats de l'analyse globale. Nous avons ainsi traité l'échantillon des spécimens géographiquement référables à la sous-espèce nominale *cinctus* s. l. telle qu'elle est classiquement conçue. Nous avons analysé: (1) l'ensemble des individus; (2) les mâles; (3) les femelles. Ces analyses ayant validé les conclusions que nous avons présentées plus haut, nous ne les détaillerons pas ici. En revanche, nous présenterons les analyses discriminantes auxquelles nous avons procédé sur les mâles puis sur les femelles *cinctus* s. l.

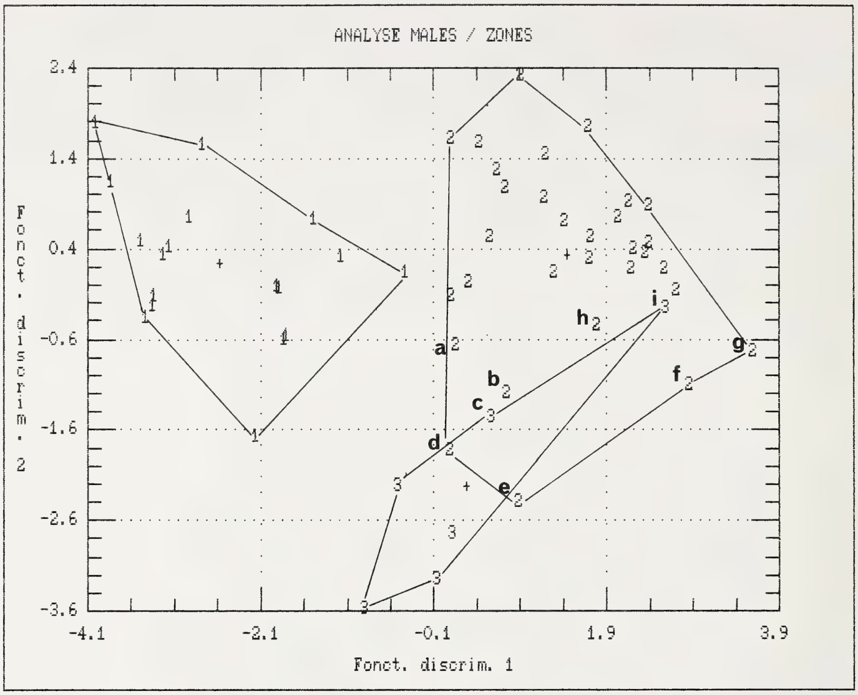


Fig. 7: Analyse discriminante des mâles de *Cursorius* (= *Rhinoptilus*) *cinctus*. 1 = *C. c. mayaudi*; 2 = *C. c. cinctus*; 3 = *C. c. balsaci*. Localité de provenance des spécimens: A = Isiolo, B = Kério, C = Schebelli, D et E = Turkwell, F = Luku, G = Marakwet, H = Lekiundu, I = Abrona (cf. fig. 1).

Analyses discriminantes:

(1) Analyse des mâles: Le tableau 7 donne pour chaque fonction discriminante la valeur propre, le pourcentage relatif de la variance exprimée et le coefficient de corrélation canonique. Le tableau 8 indique les valeurs des coefficients standardisés des fonctions discriminantes pour les variables analysées. Le tableau 9 définit la position des centroïdes des groupes sur les axes discriminants. La figure 7 montre comment se séparent les individus des trois zones considérées. Le tableau 10 donne, pour chaque zone, les moyennes et écarts-types des variables analysées.

Sur la figure 7 les mâles de la zone 1 apparaissent bien discriminés des autres. Ceux des zones 2 et 3 s'inscrivent dans des polygones chevauchants. Ainsi, deux individus de la zone 3 (marqués C et I sur la figure 7) se trouvent (surtout I) placés parmi les individus de la zone 2. Ces individus C et I proviennent respectivement de Schebelli (partie moyenne du Webbe Chebeli), zone VI du tableau 1, et d'Abrona, entre El Uach et Bardera, zone VII du tableau 1. Ils ont donc été collectés près de la frontière somalo-éthiopienne, là où entrent en contact les populations des zones 2 et 3. Il est

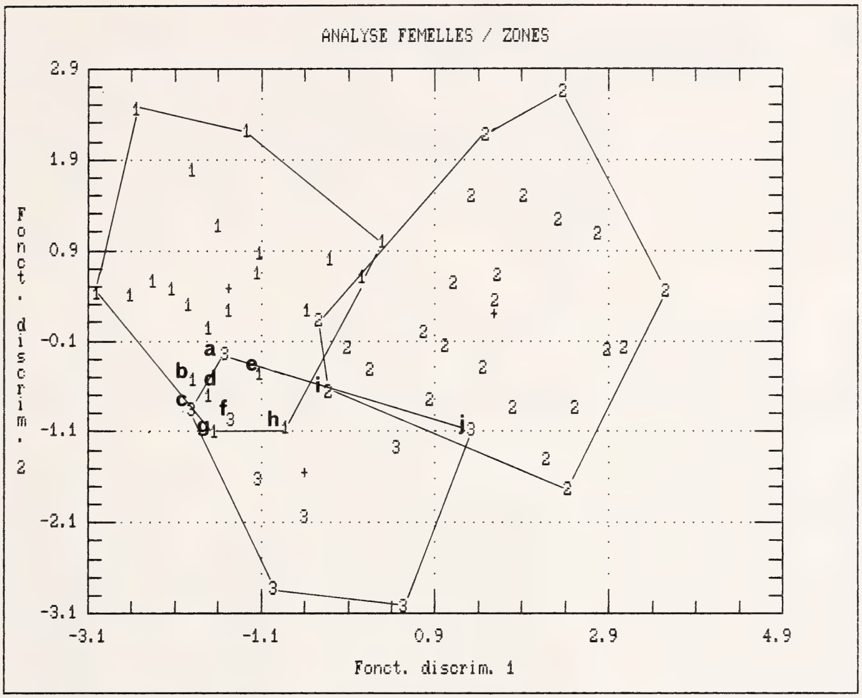


Fig. 8: Analyse discriminante des femelles de *Cursorius* (= *Rhinoptilus*) *cinctus*. 1 = *C. c. mayaudi*; 2 = *C. c. cinctus*; 3 = *C. c. balsaci*. Localité de provenance des spécimens: A = Dogge, B = Bir Kaboba, C = Giohar, D = Dubbar, E = Uasha Uaha, F = Afmadu, G = Waghar, H = Hargeisa, I = Guaso Nyiro, J = Afgoi (cf. fig. 1).

également intéressant de remarquer que, mis à part le spécimen F (de Luku, Bale), les individus de la zone 2 situés sur la figure 7 à la proximité immédiate ou à l'intérieur du polygone de la zone 3 (spécimens A, B, D, E, G et H) proviennent des régions semi-désertiques du nord du Kénya, de la frontière somalo-éthiopo-kényane au Turkwell, dans le prolongement de la zone 3. Ils sont donc morphologiquement intermédiaires entre les autres spécimens de la zone 2 et ceux de la zone 3.

(2) Analyse des femelles: Comme pour les mâles, sont fournis: (1) la valeur propre, le pourcentage relatif de la variance exprimée et le coefficient de corrélation canonique pour chaque fonction discriminante (tableau 11); (2) les valeur des coefficients standardisés des fonctions discriminantes pour les variables analysées (tableau 12); (3) la position des centroïdes des groupes sur les axes discriminants (tableau 13). La figure 8 montre comment se séparent les individus des trois zones considérées qui, rappelons-le, sont les mêmes que celles utilisées pour l'analyse des mâles. Le tableau 14 précise, pour chacune de ces zones, les moyennes et écarts-types des variables analysées.

Tableau 7: Valeurs propres, pourcentages relatifs de la variance et corrélations canoniques des fonctions discriminantes dans l'analyses des mâles.

Fonction discriminante	Valeur propre	Pourcentage relatif		Corrélation canonique
1	3.5388	84.26		0.88
2	0.6612	15.74		0.63
Fonction dérivée	Lambda de Wilks	Chi-carré	DdL	Signification
0	0.1326	98.9922	14	0.0000
1	0.6019	24.8713	6	0.0003

Tableau 8: Coefficients standardisés des fonctions discriminantes dans l'analyses des mâles. Note: RT = rectrices.

Variables	Fonction discriminante 1	2
Aile	—0.3914	0.7922
Queue	—0.4209	—0.1849
Tarse	0.1575	—0.4244
Bec	0.3748	0.0658
Blanc des RT	—0.6243	0.2155
Barres des RT	0.3055	—0.4796
Coloration	1.1884	0.2693

Tableau 9: Position des centroïdes des zones géographiques sur les fonctions discriminantes dans l'analyses des mâles.

Zone	Fonction discriminante 1	2
1	—2.5738	0.2172
2	1.4402	—0.3105
3	0.2805	—2.2563

Tableau 10: Valeur moyenne (± écart-type) par zone géographique des diverses variables utilisées pour l'analyse discriminante portant sur les mâles. Note: RT = rectrices.

Variables	Zone géographique 1 (N = 18)	2 (N = 31)	3 (N = 6)
Aile	163.5 ±2.97	161.5 ±4.16	154.8 ±3.15
Queue	82.8 ±2.15	81.5 ±4.01	78.4 ±2.76
Tarse	64.9 ±2.79	65.2 ±2.98	67.2 ±2.29
Bec	20.1 ±0.88	20.1 ±0.87	19.9 ±1.11
Blanc des RT	20.9 ±3.58	18.3 ±3.08	17.6 ±3.06
Barres des RT	3.9 ±1.43	4.0 ±0.87	4.8 ±1.16
Coloration	1.2 ±0.46	2.7 ±0.52	1.5 ±0.83

L'analyse discriminante, comme pour les mâles, sépare les polygones dans lesquels s'inscrivent les individus des trois zones. Il est intéressant de remarquer que la séparation est bien nette; les plages de recouvrement s'avèrent très faibles.

(3) Conclusion: Comme les analyses univariées et l'AFC présentées plus haut, les analyses discriminantes montrent que les spécimens que nous avons examinés et qui appartiennent aux populations jusqu'ici tenues pour constituer la forme nominale *cinctus*, peuvent être répartis en trois ensembles qui représentent manifestement des sous-espèces distinctes.

Discussion — Conclusion

Les diverses analyses que nous avons effectuées, tant uni- que multivariées, conduisent à fragmenter la forme nominale *cinctus* en trois sous-espèces, donc à introduire deux nouveaux taxons dans la systématique actuelle.

Représentativité du matériel étudié: Etant donné que, d'après l'AFC menée sur l'ensemble des spécimens examinés, les formes *emini* et *seebohmi* se séparent beaucoup plus des autres que celles-ci ne se différencient ente elles, on pourrait se demander si le matériel utilisé est bien représentatif de la répartition de l'espèce et plus particulièrement des populations actuellement incluses dans *cinctus* nominal. La confrontation de la fig. 1 à la carte de distribution publiée par Maclean & Urban (1986: 216) montre que l'on peut répondre par l'affirmative. De fait, pour localiser les spécimens de la sous-espèce *cinctus*, nous avons dépouillé la littérature en recherchant les collectes faites par les divers voyageurs-naturalistes qui ont prospecté le nord-est de l'Afrique, et cela en plus de nous adresser aux divers musées connus pour héberger des collections africaines. Certes tous les spécimens n'ont pu être retrouvés mais nous pensons avoir été en mesure d'examiner une très forte proportion, pour ne pas dire la quasi totalité des spécimens *cintus* disponibles.

Le problème du type de *C. cinctus:* Parmi les spécimens disparus figure hélas le type de *cinctus* décrit par Heuglin (1983a & b) et qui s'avérerait avoir été un immature comme le dit Heuglin lui-même (1863a & b, 1865).

Manifestement, pour ses descriptions, Heuglin n'a utilisé qu'un seul spécimen et ne semble pas en avoir examiné d'autres; tout au plus fait-il allusion dans sa note de 1865, mais pas dans les précédentes, à un *Cursorius*, peut-être de cette espèce, de la collection Pethericks du Djur-land que Strickland aurait dessiné, la description et l'illustration ayant été autrefois envoyés au Dr Hartlaub.

Or, Zedlitz (1914) a reçu du Dr Sassi (qui avait alors en charge la collection du Muséum de Vienne) des informations (mensurations et dessin du pattern des rectrices) sur un spécimen du Bari, de la même époque que le type (coll. Knoblecher) et qui lui correspondait sans doute („mit dem Typus übereinstimmen soll"). De fait, le Dr H. Schifter (in litt.), responsable des collections ornithologiques du Muséum d'Histoire naturelle de Vienne, nous a confirmé que ce spécimen (toujours conservé à Vienne sous le n° 1139, et que nous avons examiné) vient bien de la région du Bari et fut envoyé en 1855 par le Père Ignaz Knoblecher qui fut vicaire général à Khartoum. Le Muséum de Vienne reçut entre 1852 et 1859 quatre envois totalisant 208

Tableau 11: Valeurs propres, pourcentages relatifs de la variance et corrélations canoniques des fonctions discriminantes dans l'analyses des femelles.

Fonction discriminante	Valeur propre	Pourcentage relatif		Corrélation canonique
1	2.1469	80.38		0.82
2	0.5242	19.62		0.58
Fonction dérivée	Lambda de Wilks	Chi-carré	DdL	Signification
0	0.2084	76.8272	14	0.0000
1	0.6560	20.6522	6	0.0021

Tableau 12: Coefficients standardisés des fonctions discriminantes dans l'analyses des femelles. Note: RT = rectrices.

Variables	Fonction discriminante 1	2
Aile	0.2790	1.0830
Queue	—0.3889	—0.4267
Tarse	0.5041	—0.4535
Bec	—0.0681	—0.3959
Blanc des RT	—0.3172	—0.2340
Barres des RT	0.0372	0.2613
Coloration	0.9857	0.1106

Tableau 13: Position des centroïdes des zones géographiques sur les fonctions discriminantes dans l'analyse des femelles.

Zone	Fonction discriminante 1	2
1	—1.4821	0.4550
2	1.5825	0.1694
3	—0.5970	—1.5640

Tableau 14: Valeur moyenne (± écart-type) par zone géographique des diverses variables utilisées pour l'analyse discriminante portant sur les femelles. Note: RT = rectrices.

Variables	1 (N = 22)	Zone géographique 2 (N = 24)	3 (N = 9)
Aile	161.2 ±3.97	162.8 ±5.03	154.8 ±4.11
Queue	81.7 ±2.99	81.6 ±3.42	79.2 ±3.35
Tarse	60.2 ±2.83	64.0 ±3.20	64.5 ±2.65
Bec	20.0 ±0.79	20.6 ±0.82	20.3 ±0.48
Blanc des RT	20.3 ±2.23	18.9 ±2.83	19.2 ±3.26
Barres des RT	4.8 ±1.05	4.1 ±1.16	4.4 ±1.01
Coloration	1.2 ±0.42	2.5 ±0.72	1.3 ±0.50

spécimens du Père Knoblecher. Le spécimen en question, qui fut enregistré sous le n° 1855-VII-44, faisait partie d'un lot de 114 oiseaux (Pelzeln 1890: 529). H. Schifter ne peut malheureusement pas affirmer qu'Heuglin ait lui-même vu ce spécimen. Il précise néanmoins que cela est hautement probable car Heuglin était à Vienne quand la collection de Knoblecher y fut reçue. De fait, Heuglin (1873: 974) parle de ce spécimen, avant de citer les détails que lui a envoyés August von Pelzeln.

L'information est toutefois par trop insuffisante pour justifier la désignation de ce spécimen comme paralectotype. Néanmoins, nous avons là un argument pour suivre Zedlitz (1914). En effet, dans son article, cet auteur qualifie ce spécimen à deux reprises de "cotypus", appelant manifestement cotype ce que, de nos jours, on nommerait topotype car, comme nous l'avons vu, absolument rien ne permet d'affirmer qu'Heuglin ait eu ce spécimen en main pour sa description de l'espèce. Toutefois, la présentation qu'il adopte pour situer *cinctus* par rapport à *emini* (qu'il décrit) et à *seebohmi*, implique clairement que Zedlitz utilise le spécimen du Bari comme référence (donc type) du *cinctus* d'Heuglin. Il désigne donc ainsi un néotype avant l'heure. En effet, la notion de néotype n'a été formellement validée qu'en 1953 au congrès international de Zoologie de Copenhague (C. Dupuis, v. v.).

C'est dans cet esprit que nous suivons donc ici Zedlitz et que nous considérons ce spécimen comme le néotype actuel de *cinctus*.

Dans ses descriptions Heuglin (1863 a & b) indique clairement que le spécimen examiné a les plumes du dos largement marquées d'une bordure roux-ocre. Ne disposant pas de la planche en couleurs qui accompagne la description parue dans l'Ibis, nous avons sollicité l'aide de Peter Colston. Celui-ci a sélectionné, dans la collection du British Museum, le spécimen qui correspondait le mieux à l'illustration. Il s'agit d'un individu du Kénya, que nous avons examiné, et qui est du type roux, tout comme le spécimen du Bari mentionné par Zedlitz. Nous considérons donc que la forme nominale a bien les parties supérieures rousses.

Division de la sous-espèce nominale: Nous proposons donc de diviser comme suit les populations jusqu'ici placées dans la sous-espèce nominale:

Cursorius cinctus cinctus (Heuglin, 1863)

Diagnose: celle de l'espèce. Les sous-espèces *emini* et *seebohmi* s'en distinguent par une forte réduction du blanc et du nombre de barres aux rectrices externes et par des tarses plus longs. En outre, *emini* et *seebohmi* présentent des parties supérieures non rousses, plus ternes, mais qui sont plus chamois chez *seebohmi* qui est également la plus grande sous-espèce. Pour les mensurations, cf. tableaux 10 et 14 (zone géographique 2).

Distribution: Kénya, nord-ouest de l'Ouganda, sud-est du Soudan, sud-est de l'Ethiopie (au sud d'une ligne joignant la pointe nord du lac Turkana à Harrar) et nord de la Somalie (bordure septentrionale de l'Haud). Nous remarquerons ici que dans le sud-ouest du Kénya et dans l'extrême nord-est de la Tanzanie (cf. fig. 1) il ne s'agit pas de la sous-espèce *emini* comme l'indique Britton (1980); cette sous-espèce nous semble remplacer *cinctus* dans l'intérieur de la Tanzanie, bien plus à l'ouest des limites orientales qui lui sont classiquement attribuées.

Type: individu juvénile, sexe indéterminé, sans date, collecté dans le Bari (Soudan), leg. Knoblecher, conservé au Muséum de Vienne (Autriche) sous le n° 1139. Aile: 161; queue: 82,5; bec: 20; tarse: 63,5.

Remarques: dans le nord du Kénya, du Turkwell à la frontière somalienne, on rencontre des individus roux mais qui présentent des tendances à la réduction de la taille. Il s'agit très certainement d'intermédiaires entre la sous-espèce nominale et celle du sud de la Somalie. On peut suspecter que la répartition de tels individus se trouve en fait élargie par des déplacements migratoires d'ampleur encore indéterminée (cf. Britton, 1980).

Cursorius cinctus mayaudi ssp. n.

Diagnose: différencié de *cinctus* et de *seebohmi* par la coloration générale brun gris (les plumes avec des franges ocre clair) de ses parties supérieures, sans roux ni chamois; distingué à la fois de *seebohmi* et d'*emini* par ses rectrices externes très nettement barrées et montrant une forte étendue de blanc; plus grand que la sous-espèce ci-dessous du sud de la Somalie. Pour les mensurations, cf. tableaux 10 et 14 (zone géographique 1).

Distribution: Ethiopie (vallée de l'Omo, Rift Valley, Awash, plaine Danakil, Adel-Esa) et nord de la Somalie (Guban, la transition avec *cinctus* se faisant le long d'une ligne Hargeisa — Burao).

Type: Femelle, collectée le 30 mars 1971 en Ethiopie, près du lac Shalla, dans la Rift Valley, dans le sud du Shoa, par une équipe constituée de J. Prévost, G. Jarry et N. Follet; spécimen conservé à Paris, au Muséum national d'Histoire naturelle, sous le n° 1990-12. Mensurations (en mm): aile pliée: 164; queue: 86; bec: 18.5; tarse: 63. Poids: 120 g.

Cursorius cinctus balsaci ssp. n.

Diagnose: semblable à *mayaudi* mais plus fauve, moins brun gris dans la couleur de fond des parties supérieures; collier pâle quasi uniformément marron clair; petite taille caractéristique; c'est la sous-espèce qui, par rapport à sa longueur d'aile, possède les tarses proportionnellement les plus longs. Pour les mensurations, cf. tableaux 10 et 14 (zone géographique 3).

Distribution: sud de la Somalie, du Uebi Scebeli à la frontière kényane; très vraisemblablement aussi dans le nord-est du Kénya (régions d'Isiolo, du Kerio et du Turkwell) où certains oiseaux paraissent intermédiaires entre cette sous-espèce et *cinctus*.

Type: femelle collectée le 6 septembre 1964 par Jean Roche à Afmadu, dans le Basso Giuba, sud de la Somalie; spécimen conservé à Paris, au Muséum national d'Histoire naturelle, sous le n° 1974-1516. Mensurations (en mm): aile pliée: 158; queue: 80; bec: 20; tarse: 64,5.

Etymologie: Ces deux nouvelles sous-espèces sont nommées en mémoire du Professeur Henri Heim de Balsac et de Noël Mayaud qui ont, entre autres, beaucoup contribué à la connaissance de l'avifaune du nord-ouest de l'Afrique.

Aspects biogéographiques: La fragmentation de la sous-espèce nominale telle qu'elle ressort des analyses que nous avons effectuées est intéressante à divers titres.

Le pattern de variation géographique de la coloration qui a été mis en évidence pourrait laisser croire à une relation entre la couleur de ces oiseaux terrestres et celle des sols qu'ils fréquentent. On devrait ainsi pouvoir superposer la distribution des sous-espèces et celle des types de sols: la teinte de fond de ces oiseaux s'accorderait à celle du substrat. Compte tenu de la carte des sols (grossière il est vrai) présentée par Wolde-Miriam (1970) et de nos observations de terrain, nous ne pensons pas que ce soit le cas. De plus, si l'on examine la variation géographique des populations de *Cursorius africanus* et celle des Alaudidés de la corne nord-est de l'Afrique (White 1961, Erard 1975 a & b, Colston 1982), on ne remarque pas de pattern général analogue à celui de l'espèce étudiée ici et qui soit explicable en termes de parallélisme entre la coloration des oiseaux et celle des sols. Toutefois, les sols de l'Haud et ceux de la région de Yavello sont fortement latérisés et, de fait, certains des spécimens collectés par Benson (1945) montrent un plumage imprégné de poussière latéritique qui renforce la coloration rousse de leurs parties supérieures mais qui souille aussi le blanc des parties inférieures.

En revanche (cf. les données des check lists de White 1960—1965, aussi Erard 1974 a & b, 1975 a & b, 1976), le pattern d'une variation géographique séparant, dans une espèce donnée, les populations du nord-est de l'Ethiopie et du nord de la Somalie (ex-Somaliland) de celles du sud-est de l'Ethiopie et du sud de la Somalie (ex-Somalie italienne) est relativement fréquent. Les populations du sud de l'Ethiopie apparaissent même, dans bon nombre de cas, séparables de celles du sud de la Somalie.

Ainsi, avec la forme *balsaci* sous retrouvons la tendance que manifestent certaines espèces à présenter dans le sud de la Somalie des populations caractérisées par des individus de taille remarquablement réduite. Cette particularité du nanisme de certaines espèces dans cette région a déjà été soulignée par Roche (1987) qui fournit une série d'exemples.

De plus, ce pattern de variation géographique sur trois pôles recoupe celui de certaines hypothèses de spéciations comme celles émises pour les touracos (Erard & Prévost 1971), les serins (Erard 1974 a) et les alouettes (Erard 1975 b). C'est-à-dire que nous retrouvons le rôle des alternances climatiques du Pléistocène, ou antérieures, dans les processus de différenciation géographique des populations aviennes. Celles-ci ont été fragmentées, isolées et recombinées à la faveur des fluctuations (extensions, rétractions) des habitats, notamment forestiers, sur les reliefs éthiopiens en fonction des variations des températures et des indices pluviométriques. Dans le cas présent, on peut penser que des périodes froides ou chaudes et humides ont, contrairement aux périodes sèches, favorisé le déplacement ou l'expansion des forêts vers les basses altitudes. Lors de l'une de ces périodes d'extension des forêts au détriment des steppes et savanes, les populations "rousses" auraient été repoussées vers l'ouest (SW de l'Ethiopie, Soudan, W du Kénya . . .) tandis que les populations "pâles" étaient isolées dans les régions basses du NE de l'Ethiopie et de Somalie. Ces populations "pâles" auraient elles-mêmes été fragmentées par l'extension des forêts sur la ceinture des reliefs qui vont de l'Arussi-Sidamo en Ethiopie aux Mts Ogo en Somalie, donnant naissance aux sous-espèces *mayaudi* dans le nord et *balsaci* dans le sud. Ces changements dynamiques de la végétation au Pléistocène et à l'Holocène ont été mis en évidence, par exemple dans diverses régions de l'Afrique de l'Est (Bonnefille & Lézine 1982), ou d'Ethiopie-Djibouti (Elenga 1986), dans la Rift autour du lac Turkana (Bonnefille 1980), au Rwanda et au Burundi (Bonnefille & Riollet 1984, Roche & van Grunderbeek 1985, Roche & Bikwemu 1987).

Remerciements

Il nous est agréable d'exprimer notre gratitude aux diverses personnes qui nous ont aidés à nous procurer le matériel d'étude. Sur le terrain, ce furent J. Prévost, G. Jarry et N. Follet. En Musée, ce furent: J. R. Farrand Jr, L. L. Short et F. Vuilleumier (AMNH), P. R. Colston et M. P. Walters (BMNH), M. A. Traylor (Field Museum, Chicago), R. Tozzi (Firenze), M. Louette (Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervuren), E. Tortonese (Museo "G. Doria", Genova), B. Lanza et M. B. Poggesi (Museo "La Specola", Firenze), U. Parenti et P. P. D'Entreves (Museo della Universita di Torino), H. E. Wolters (Museum A. Koenig, Bonn), M. P. S. Irwin et H. D. Jackson (National Museum, Bulawayo, Zimbabwe), G. R. Cunningham-van Someren (National Museum, Nairobi), H. Schifter (Naturhistorisches Museum Wien), C. Edelstam (Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm), J. Steinbacher et D. S. Peters (Senckenberg, Frankfurt am Main), G. E. Watson et R. L. Zusi (Smithsonian Institution, Washington), J. Mauersberger (Zool. Museum Berlin). Nous remercions également C. Dupuis et J.-F. Voisin pour leurs avis sur des problèmes de nomenclature zoologique et J. Cuisin qui a préparé les figures qui illustrent cet article. Nous nous devons aussi d'évoquer la mémoire de C. W. Benson, de R.-D. Etchécopar et de C. Vaurie, systématiciens avec qui nous avions discuté ce problème des courvites.

Zusammenfassung

Im vorliegenden Artikel wird die geographische Variation des Rennvogels *Cursorius* (= *Rhinoptilus*) *cinctus* (Heuglin, 1863) (Aves: Glareolidae) analysiert. 151 Exemplare aus verschiedenen Museen wurden untersucht. Die Variationen der altersbedingten Federmerkmale werden beschrieben sowie die geschlechtsabhängigen Unterschiede in der Tarsenlänge. Die uni- und multivariaten Analysen zeigen, daß die Unterart *emini* und *seebohmi* sich von anderen Populationen unterscheiden, die bisher in die Nominatform *cinctus* eingefügt waren, die aufgrund der Biometrie- und Farbmerkmale gekennzeichnet werden sollte. Die große blasse Unterart *C. c. mayaudi* wird vom Rifttal/Äthiopien und von Nordsomalia (früher Somaliland) beschrieben, während die kleine blasse Unterart*C. c. balsaci* in Südsomalia und sehr wahrscheinlich auch im Nordosten Kenias ausgemacht wurde. Das Problem des *cinctus*-Typus und der historische und biogeographische Zusammenhang dieses geographischen Variationsmusters werden diskutiert.

Résumé

Dans le présent article est analysée la variation géographique du Courvite d'Heuglin *Cursorius* (= *Rhinoptilus*) *cinctus* (Heuglin, 1863) (Aves: Glareolidae). 151 spécimens provenant de divers musées ont été examinés. Les variations des caractères du plumage liées à l'âge sont décrites ainsi que les différences selon les sexes dans la longueur des tarses. Les analyses uni- et multivariées montrent que les sous-espèces *emini* et *seebohmi* sont bien séparées des autres populations jusqu'ici regroupées dans la forme nominale *cinctus* qui apparaît devoir être divisée sur la base de caractères biométriques et de coloration. *C. c. mayaudi*, grand et pâle, est ainsi décrit de la vallée du Rift en Ethiopie et du nord de la Somalie (ex Somaliland), tandis que *C. c. balsaci*, petit et pâle, est distingué dans le sud de la Somalie et très probablement aussi dans le nord-est du Kénya. Le problème du type de *cinctus* est discuté de même que le contexte historique et biogéographique de ce pattern de variation géographique.

Références

Archer, G. & E. M. Godman (1961): The birds of British Somaliland and the Gulf of Aden. Vol. III. — Edinburgh & London: Oliver & Boyd.

Ash, J. S. & J. E. Miskell (1983): Birds of Somalia. Their habitat, status and distribution. — Scopus, Suppl. 1: 1—97.

Benson, C. W. (1945): Notes on the birds of Southern Abyssinia. — Ibis 87: 366—400.

Benson, C. W., R. K. Brooke, R. J. Dowsett & M. P. S. Irwin (1971): The birds of Zambia. — London: Collins.

Bonnefille, R. (1980): Vegetation history of savanna in East Africa during the Plio-Pleistocene. — IV Int. Palynol. Conf., Lucknow (1976—77) 3: 75—89.

Bonnefille, R. & A. M. Lézine (1982): Evolution des climats dans les zones intertropicales d'Afrique orientale. — Extended abstracts and/or text of presentation of 1st Meeting of contact Group "Reconstitution of past climates". p. 89—96. R & D Programme in the field of Environment, Climatology sub-programme, CEE, Bruxelles.

Bonnefille, R. & G. Riollet (1984): L'histoire forestière du Burundi d'après l'étude des tourbières. — pp. 70—81 in "Histoire rurale", Paris: Univ. Paris I. III. V, Centre Rech. Afr./Bujumbura: Univ., Dept Hist., (Cah. C. R. A., 4/Cah. Hist., 2).

Britton, P. L. (ed.) (1980): Birds of East Africa. — Nairobi: EANHS.

Cave, F. O. & J. D. Macdonald (1955): Birds of the Sudan. — Edinburgh & London: Oliver & Boyd.

Colston, P. (1982): A new species of *Mirafra* (Alaudidae) and new races of the Somali long-billed Lark *Mirafra somalica*, Thekla Lark *Galerida malabarica* and Malindi Pipit *Anthus melindae* from southern coastal Somalia. — Bull. B. O. C. 102: 106—114.

Elenga, C. (1986): Evolution de quelques milieux lacustres en Ethiopie et en République de Djibouti à l'Holocène supérieur. — pp. 133—134 in "Changements globaux en Afrique durant le Quaternaire. Passé — Présent — Futur." INQUA-Asequa Symposium International, Dakar. ORSTOM.

Elliot, D. G. (1897): Catalogue of a collection of birds obtained by the recent expedition into Somali-land, authorized and equipped by the Field Columbian Museum, with descriptions of new species. — Field Columb. Mus. Pub. 17, Ornith. Ser. 1 (2): 29—67.

Erard, C. (1974a): Taxonomie des serins à gorge jaune d'Ethiopie. — L'Oiseau et R. F. O. 44: 308—323.

Erard, C. (1974b): Notes faunistiques et systématiques sur quelques oiseaux d'Ethiopie. — Bonn. zool. Beitr. 25: 76—86.

Erard, C. (1975a): Variation géographique de *Mirafra gilletti* Sharpe. Description d'une espèce jumelle. — L'Oiseau et R. F. O. 45: 293—312.

Erard, C. (1975b): Une nouvelle alouette du sud de l'Ethiopie. — Alauda 43: 115—124.

Erard, C. (1976): Comments on the races of *Lybius melanocephalus* (Cretzschmar) in Ethiopia. — Bull. B. O. C. 96: 107—109.

Erard, C. & J. Prévost (1971): Notes on some Ethiopian birds. — Bull. B. O. C. 91: 21—25.

Erard, C. & M. Salomon (1989): Essai de caractérisation morphologique du Pouillot véloce ibérique *Phylloscopus collybita brehmii* (Homeyer). — L'Oiseau et R. F. O. 59: 26—44.

Erlanger, C. F. von (1905): Beiträge zur Vogelfauna Nordostafrikas mit besonderer Berücksichtigung der Zoogeographie. — J. Orn. 53: 42—158.

Friedmann (1930): Birds collected by the Childs Frick expedition to Ethiopia and Kenya colony. Part 1. — Non Passeres. — Smithson. Inst. U. S. Nat. Mus. Bull. 153: 1—515.

Heuglin, T. von (1863a): Description of a new African Plover. — Ibis 5: 31—32, plate II.

Heuglin, T. von (1863b): Beiträge zur Ornithologie Nord-Ost-Afrika's. — J. Orn. 11: 3—26.

Heuglin, T. von (1865): Nachtrag zu den ornithologischen Berichten von Bahr-el-abiad. — J. Orn. 13: 98—100.

Heuglin, T. von (1869—73): Ornithologie Nordost-Afrika's, der Nilquellen- und Küsten-Gebiete des Rothen Meeres und des nördlichen Somal-Landes. 2 vol. — Cassel. Bd I (1869): 1—416, (1871): 417—851; Bd II, 1 & 2 (1873): 853—1512.

Irwin, M. P. S. (1981): The birds of Zimbabwe. — Salisbury: Quest Publishing.

Irwin, M. P. S. & C. W. Benson (1966): Notes on the birds of Zambia: Part II. — Arnoldia (Rhodesia) 2 (37): 1—21.

Jackson, F. J. & W. L. Sclater (1938): The birds of Kenya Colony and the Uganda Protectorate. Vol. 1. — London: Gurney & Jackson.

Kemp, A. C. & G. L. Maclean (1973a): Neonatal plumage patterns of Three-banded and Temminck's Coursers and their bearing on courser genera. — Ostrich 44: 80—81.

Kemp, A. C. & G. L. Maclean (1973b): Nesting of the Three-banded Courser. — Ostrich 44: 82—83.

Lewis, A. & D. Pomeroy (1989): A bird atlas of Kenya. — Rotterdam & Brookfield: A. A. Balkema.

Lonnberg, E. (1911): Birds collected by the Swedish zoological expedition to British East Africa 1911. — Kungl. Svenska Vetenskasak. Handl. 47 (5): 1—131.

Maclean, G. L. (1984): Robert's birds of southern Africa. — Cape Town: John Voelcker Bird Book Fund.

Maclean, G. L. & E. K. Urban (1986): Glareolidae. Cursoriinae. Cursorius. — pp. 209—218 in E. K. Urban, C. H. Fry & S. Keith (eds), The birds of Africa. Vol. 2. London: Academic Press.

Moltoni, E. & G. G. Ruscone (1944): Gli uccelli dell'Africa orientale italiana. Vol. 3. — Milano.

Neumann, O. (1904): Vögel von Schoa und Süd Athiopien. — J. Orn. 52: 321—410.

Nikolaus, G. (1987): Distribution atlas of Sudan's birds with notes on habitat and status. — Bonn. zool. Monogr. 25: 1—322.

Pelzeln, A. von (1890): Geschichte der Säugethier- und Vogel-Sammlung der k. k. naturhistorischen Hofmuseums. — Ann. k. k. naturhistor. Hofmus. 5: 503—539.

Phillips, E. L. (1898): Narrative of a visit to Somaliland in 1897, with field-notes on the birds obtained during the expedition. — Ibis 7 (4): 382—425.

Roche, E. & G. Bikwemu (1987): Paleoenvironmental change on the Zaire-Nile ridge in Burundi: the last 20 000 years. An interpretation of Palynological data from the Kashiru Core, Ijenda, Burundi. 8p. — APAI, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren.

Roche, E. & M.-C. van Grunderbeek (1987): Apports de la Palynologie à l'étude du Quarternaire supérieur au Rwanda. Vol. spéc. — Pollen et spores. IXe sympos. APLF "Palynologie et milieux tropicaux". 22 p. Montpellier.

Roche, J. (1987): Bilan de quinze années de recherches sur les oiseaux et les rongeurs de la République de Somalie. — Monitore zool. ital. (NS), suppl. 22: 11—22.

Serle, W. (1943): Notes on East African birds. — Ibis 85: 55—82.

Sharpe, R. B. (1895): On a collection of birds made by Dr Donaldson Smith during his recent expedition in Western Somaliland. — Proc. Zool. Soc. Lond. 65: 457—520.

Sharpe, R. B. (1901): On a collection of birds made by Dr Donaldson Smith in Northern Somali-land. — Proc. Zool. Soc. Lond. 71: 298—316.

Shelley, G. E. (1885): On Mr E. Lort Phillips' collection of birds from Somaliland. — Ibis 5 (3): 389—418.

Thesinger, W. & M. Meynell (1935): On a collection of birds from Danakil, Abyssinia. — Ibis 13 (5): 774—807.

Toschi, A. (1959): Contributo alla Ornitofauna d'Etiopia. I. Uccelli raccolti ed osservati in Abissinia dal 1939 al 1942. — Ricer. Zool. Applic. Caccia, Suppl. 2: 301—412.

White, C. M. N. (1960): A check list of the Ethiopian Muscicapidae (Sylviinae). Part I. — Occas. Pap. Nat. Mus. South. Rhodesia 24B: 399—430.

White, C. M. N. (1961): A revised check list of African broadbills, pittas, larks, swallows, wagtails and pipits. — Lusaka: Government Printer.

White, C. M. N. (1962): A check list of the Ethiopian Muscicapidae (Sylviinae). Part II. — Occas. Pap. Nat. Mus. South. Rhodesia 26B: 653—694.

White, C. M. N. (1962): A check list of the Ethiopian Muscicapidae (Sylviinae). Part III. — Occas. Pap. Nat. Mus. South. Rhodesia 26B: 695—738.

White, C. M. N. (1962): A revised check list of African shrikes, orioles, drongos, starlings, crows, waxwings, cuckoo-shrikes, bulbuls, accentors, thrushes and babblers. — Lusaka: Government Printer.

White, C. M. N. (1963): A revised check list of African flycatchers, tits, tree creepers, sunbirds, white-eyes, honey eaters, buntings, finches, weavers and waxbills. — Lusaka: Government Printer.

White, C. M. N. (1965): A revised check list of African nonpasserine birds. — Lusaka: Government Printer.

Wolde-Mariam, M. (1970): An atlas of Ethiopia. — Addis-Ababa.

Zedlitz, O. G. (1914): Das Süd-Somaliland als zoogeographisches Gebiet. — J. Orn. 62: 608—678.

Adresse des auteurs: Muséum national d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Zoologie (Mammifères & Oiseaux), 55, rue Buffon, F-75005 Paris.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3—4	S. 193—220	Bonn, Dezember 1993

Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria)

Valentín Pérez-Mellado & Claudia Corti

Abstract. We examined the diets of several species of *Podarcis* from different western Mediterranean islands. We tested the prediction of more generalized diets in lizards from poor environments. We also examined the extent and mode of herbivory in relation to arthropod diversity in the diet. Lizards from the Tuscan Archipelago, *P. sicula* from Menorca, and *P. tiliguerta* from Corsica all show a rather generalized diet. In contrast, *P. lilfordi* and *P. pityusensis* from the Balearic Islands and, to a lesser extent, *P. hispanica* from Benidorm Island, appear much more stenophagous, including a high proportion of clumped prey in their diets. Plant matter is a common food item in most of the population studied, specially in Balearic lizards. A marked seasonal shift in the degree of herbivory was observed in these species where high-energy plant parts are frequently consumed during summer. In one of the Balearic Islands (Nitge), the bulk of the summer diet was formed by pollen and nectar of one particular plant species. Herbivory, consumption of clumped prey and other dietary peculiarities of insular populations of Mediterranean lizards indicate a very flexible feeding behaviour compared to mainland congenerics. This could result from a lack of predation pressure allowing high population densities to be reached in islets with poor trophic resources. Differences found in dietary characteristics among island populations can be interpreted as a consequence of different current ecological conditions, as well as historical and biogeographical differences among the islands.

Key words. Diet, herbivory, lizards, *Podarcis*, island-ecology.

Introduction

Ecological responses to insularity can involve, among other effects, changes in diets and foraging behaviours (Gorman 1979). The Mediterranean climate is characterized by strong short-term as well as seasonal fluctuations (Fuentes 1984), leading to corresponding variations in food resources. Current foraging theories predict that a decrease in food abundance should lead to a lesser food specialization (Schoener 1971; Stephens & Krebs 1986). Small lacertid lizards, considered as food generalists (Arnold 1987), should therefore be well adapted to this environment by means of their opportunistic, generally insectivorous, feeding behaviour. In order to examine this hypothesis we studied insular lizards of the genus *Podarcis* of the Western Mediterranean basin. Here, we consider two species *Podarcis sicula* and *Podarcis muralis* from Tuscan Archipelago, *Podarcis tiliguerta* endemic to Corsica, *Podarcis hispanica* from the small island of Benidorm (eastern Spain) the two endemic species of the Balearic Islands, *Podarcis pityusensis* and *Podarcis lilfordi*, as well as the introduced species *Podarcis sicula*.

In this paper we examine dietary characteristics of these insular populations to test the expectation of a more generalized diet in islands with very poor trophic resources (Schoener 1971; Krebs & Stephens 1986). There are some indications in the literature about the existence of herbivory in Mediterranean insular lizards (Eisentraut 1949; Salvador 1976, 1986a and b; Sadek 1981; Pérez-Mellado 1989). But the true extent of this feeding behaviour and its ecological relevance are not documented. The second aim of this work, therefore, was to test the relationship between body size and the degree of herbivory (Pough 1973), and the relationship between herbivory and prey availability (Schluter 1984).

Material and Methods

Species and study sites

The Tuscan Archipelago is situated in the Tyrrhenian Sea, between the Tuscan coast and Corsica. The *P. muralis* inhabiting the Tuscan Archipelago are differentiated from the continental ones at most at a subspecific level, so that one may hypothesize that they colonized it not earlier than during one of the sea regressions (Azzaroli 1983) that occurred in the Pliocene (Acquatraversa regression, ended about 2 m. y. ago) and Pleistocene, namely in the course of the most important one, the so-called Cassia regression, 0.8−1.0 m. y. ago. On the other hand, *P. sicula* almost surely reached the Tuscan Archipelago later; the populations more diverging from the continental *P. s. campestris*, i. e. those from Giglio and Capraia, presumably populated those islands, judging also from the electrophoretic data (Corti et al. 1989), during the upper Pleistocene, about 200,000−250,000 years ago, while *P. s. campestris* (Elba and probably Formica di Burano and Sparviero Islets) and the *P. s. campestris*-like lizard from Montecristo reached their island more recently, sometimes (Elba) even by human agency.

Corsica is a large island situated to the west of the central Italian coast and south of France. The ancestor of *Podarcis tiliguerta* may have populated the Cyrno-Sardinian complex between the Messinian salinity crisis and the Pleistocene Cassia regression, but more probably during the Pliocene (Lanza 1985).

Benidorm Island, situated 3.5 km off the eastern coast of Alicante (Spain), is a part of the continental platform and was colonized by *Podarcis hispanica* during the Holocene. Subspecific differentiation does not appear to have occurred in the population of this island (Pérez-Mellado unpub. data).

The Balearic Islands form an archipelago geologically divided into Gymnesic (Mallorca, Menorca and islets around them) and Pityusic Islands (Eivissa, Formentera and islets). The Balearics were occupied by terrestrial vertebrates during the Messinian period (Alcover & Mayol 1982). Hence, geological data indicate a last connection with the Iberian peninsula from approximately 5 million years ago (Alcover et al. 1981; Riba 1981).

Minor Gymnesic Islands (e.g., islets around Mallorca and Menorca) are occupied by *Podarcis lilfordi*, extinct in the main islands of Mallorca and Menorca (Alcover et al. 1981), while the Pityusic Archipelago shelters the endemic lizard *Podarcis pityusensis*. The main island of Menorca is inhabited by two introduced species, *Lacerta perspicillata* from Morocco, and *Podarcis sicula* from the Italian peninsula. Both introductions seem to be very recent and undertaken by man.

Balearic and Benidorm Islands have a Mediterranean mesothermic climate (*csa* in the Köppen-Geiger classification, see Strahler 1986) characterized by mild winters and hot dry summers. The average daily temperature is 22 °C in the hottest month in the middle of the dry season (see Cirer 1981 and Guijarro 1984). Corsica and the Tuscan Archipelago are included in the *csb* climate type (Strahler 1986), also having a mesothermic climate, but with greater annual rainfall and, hence, a less pronounced dry season. The duration of the dry season in Corsica and the Tuscan Archipelago varies between 3 and 4 months, while in Balearic and Benidorm Islands it lasts, at least, 5 months (Henry 1977; Miller 1983).

The vegetation of the areas under study is typically Mediterranean, from an extremely poor plant cover with only two or three plant species in some islets as Nitge (Pérez-Mellado 1989) to a true thermomediterranean maquis or garrigue sparsely covered by patches of oak and pine forests, and cultivated areas, as in bigger islands such as Eivissa, Menorca or Formentera (see more details in Colom 1978 and Rivas-Martínez & Costa 1987).

Sampling

We studied 12 insular populations of *Podarcis lilfordi* from the islets around Menorca and 16 populations of *Podarcis pityusensis* from Ibiza, Formentera, and some islets around them. From the Tuscan Archipelago, we included 6 populations of *Podarcis muralis* and 6 of *Podarcis sicula*. From Corsica, we studied a sample of 21 specimens from 13 different localities widely distributed throughout the island and covering the main range of habitats and altitudes. Finally, we studied 29 specimens from Benidorm Island, where there is a very dense population of *Podarcis hispanica* (Gil and Guerrero pers. comm.).

To avoid the capture of specimens in these threatened populations of insular lizards, stomach samples were obtained only from Museum specimens which had been sacrificed just after collecting. Samples of *Podarcis sicula* and *Podarcis muralis* were from specimens deposited in the Zoological section "La Specola" of the Natural History Museum of the University of Florence (Italy). Samples of *Podarcis lilfordi* from Menorca islets were from specimens deposited at the Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C., Madrid (Spain), while specimens of *Podarcis hispanica* from Benidorm Island and *Podarcis pityusensis* were from the Herpetological collections of the Department of Animal Biology, University of Salamanca and the Department of Animal Biology, University of Valencia (Spain). In addition, several faecal pellets were collected in Menorca islands (table 1) corresponding to sampling periods in spring and summer (excepting the winter sample from Rei Island, Menorca, table 1). We obtained samples for different periods to make an analysis of dietary seasonal effects. From the island of Nitge, we obtained samples in two successive summers (samples II and III from 1987 and 1988 respectively, see table 2).

Stomach and faecal pellet contents were identified at order and family levels. The length and width of each prey item were measured with a micrometer eyepiece under a binocular dissecting microscope. The volume was estimated as an approximation to an appropriate geometrical shape (see, for example, López et al. 1991). The snout-vent-length (SVL) of the lizards was taken to the nearest mm (table 2).

The conclusions on the relative importance of each prey type that are based only on volume or only on numerical abundance may misrepresent the true contribution of the prey to the diet of the lizard (Robinson & Cunningham 1978). Hence, the diet was summarized as the proportion of the total number of prey items in the stomach or faecal pellet, the proportion of lizards eating a prey type, and the proportion of the total volume of prey in the stomach.

Trophic niche breadth (B) was calculated according to the formula given by Levins (1968), as well as its standardized value (Bs, see Hespenheide 1975) the most common equations used in dietary studies of lizards (Pianka 1986).

Results

General diets

In the Tuscan Archipelago the diet of *P. sicula* and *P. muralis* showed significant differences in proportions of prey items consumed (pooled data of all populations in both species, G-test of independence, $G=39.63$, $p<0.01$), while we did not find a significant difference between diets of *P. sicula* from Menorca and Tuscan Archipelago (tables 3 and 8, $G=18.51$, $p>0.05$).

Podarcis sicula showed a terrestrial diet, with a relatively important presence of Gastropoda (table 3). The use of Isopoda (13.79 % by number) is also important in comparison with the remaining populations. By volume the most important prey items were Isopoda, Insect larvae, Amphipoda, and Diptera (figure 1).

In *Podarcis muralis* the bulk of the diet is formed by Coleoptera, Formicidae and, in some cases (e.g. Elba Island), Diptera (table 4). Hymenoptera, Heteroptera and Diptera were the most important groups by volume (figure 2). Hence, the diet of *P. muralis* in Tuscan Archipelago shows a higher proportion of flying insects than *P. sicula* and lower values of trophic diversity.

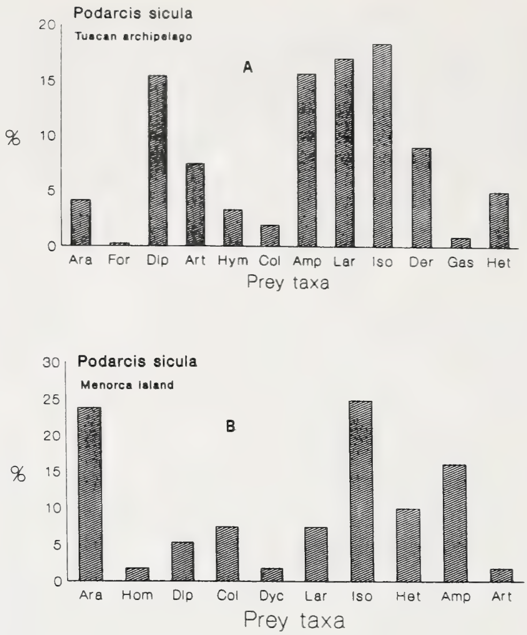


Fig. 1: Proportion by volume of the most important prey taxa (above 1 % of the total volume) in *Podarcis sicula* from Tuscan Archipelago (A) (pooled data of all populations under study) and Menorca (B). Ara = Araneae, For = Formicidae, Dip = Diptera, Art = Arthropoda undertermined, Hym = Hymenoptera (other than Formicidae), Col = Coleoptera, Amp = Amphipoda, Lar = Insect larvae, Iso = Isopoda, Der = Dermaptera, Gas = Gastropoda, Het = Heteroptera, Hom = Homoptera, Dyc = Dyctioptera.

The small sample sizes precluded any deeper inference and an analysis of dietary differences between islands of the Tuscan Archipelago. The threatened situation of these populations discouraged the capture of additional specimens.

In the Balearic Islands, dietary differences were observed between the two endemic species studied. *Podarcis pityusensis* has a diet dominated by ants and beetles (table 5). Coleoptera is also the most important prey type by volume (figure 3). Some differences were also found between islets and the main islands of Eivissa and Formentera. The diet of *Podarcis lilfordi* seems to be more uniform than of *P. pityusensis*, and mainly based on clumped prey such as Formicidae, Homoptera, and Coleoptera, the vast majority of them from the family Curculionidae. But in some very small islets (e.g. Porros) we observed an acute euryphagy (tables 6 and 7).

Podarcis tiliguerta appears highly variable in its diet (table 8), as corresponding to the widespread distribution of sampling sites throughout the Corsica Island (see above).

Finally, the terrestrial diet of *Podarcis hispanica* from Benidorm Island included a high proportion of ants and other Hymenoptera (table 8).

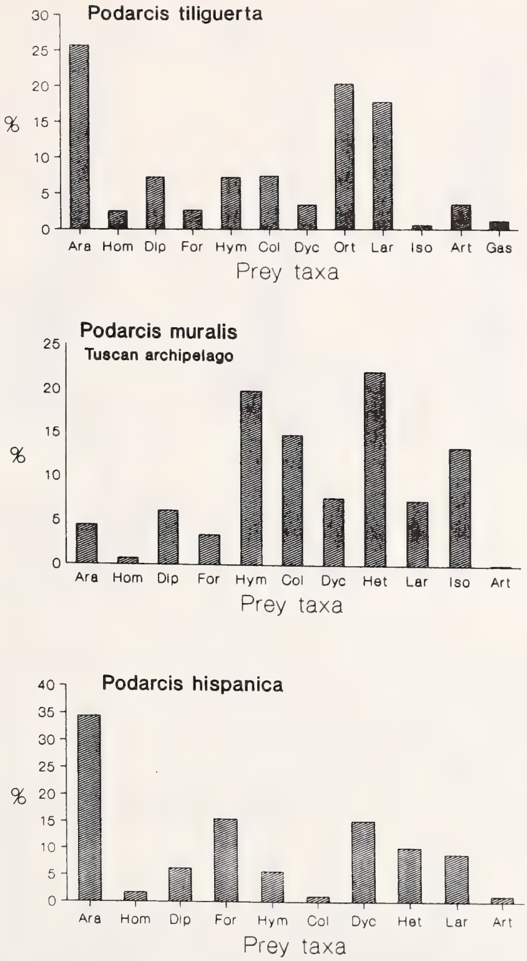


Fig. 2: Proportion by volume of the most important prey taxa in *Podarcis muralis* (pooled data of all islands under study), *Podarcis tiliguerta* and *Podarcis hispanica*. Ort = Orthoptera, remaining abbreviations as in Fig. 1.

Prey size

We detected a significant difference between prey sizes of species under study (table 2, Kruskal-Wallis analysis, $H=63.73$, $p<0.001$). The Dunn test indicates the following pairwise comparisons: *P. pityusensis* and *P. sicula* from the Tuscan Archipelago took larger prey than *P. muralis*, *P. hispanica* and *P. lilfordi*. On the other hand, the more diverse diet of *P. sicula* in the Tuscan Archipelago was reflected by a significant difference in prey sizes between samples from different islands studied ($H=31.98$, $p<0.001$), while *P. muralis* showed similar prey sizes among all populations under study ($H=2.77$, $p=0.091$).

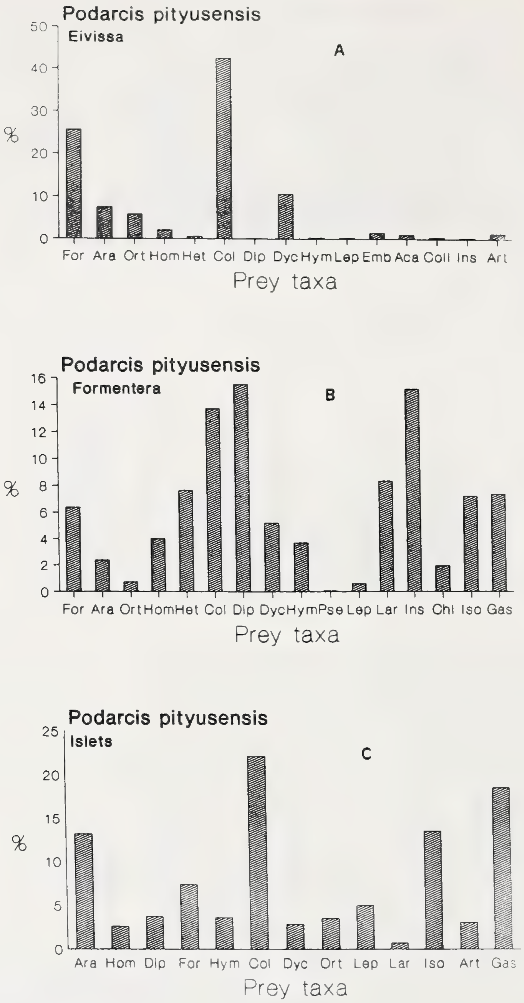


Fig. 3: Proportion by volume of the most important prey taxa in *Podarcis pityusensis* for Eivissa Island (A), Formentera (B) and pooled data for the remaining islets studied (C). Lep = Lepidoptera, Emb = Embioptera, Aca = Acarida, Coll = Collembola, Ins = undertermined Insects, Chl = Chilopoda, remaining abbreviations as in Fig. 1.

We were not able to detect any significant correlations between body size of lizards (average of adult SVL, see table 2) and prey size taking into account all populations studied (Spearman Rank Correlation, Rs=0.06, p=0.64), in spite of differences between body sizes of each lizard population (table 9, see also Pérez-Mellado & Salvador 1988 for *P. lilfordi* populations and Cirer 1987 for *P. pityusensis*).

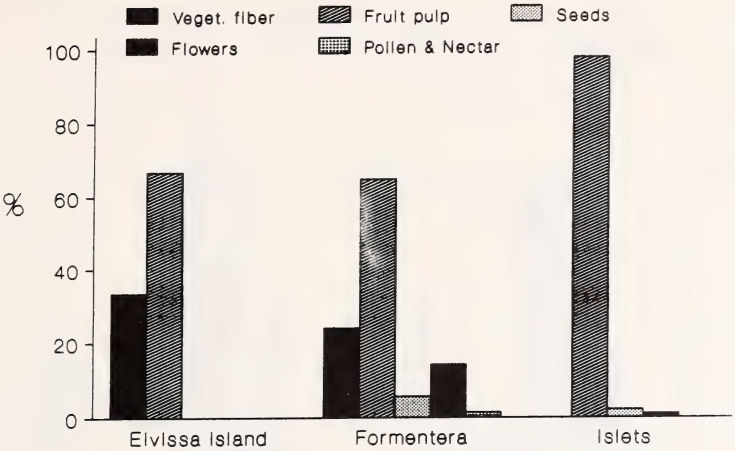


Fig. 4: Proportion in which different plant parts (see text) were found in stomach contents of *Podarcis pityusensis*.

A significant correlation between average prey size and trophic diversity was found (with B index, $Rs=0.68$, $p<0.001$, and with Bs index, $Rs=0.66$, $p<0.001$). Hence, a less diverse diet, obviously based on clumped prey (see also below), implies a lower average prey size. This appears to be one of the reasons for the lack of a correlation between prey size and body size of the lizards. Also, the high variability in prey size taken will mask any existing smaller difference.

Herbivory

Plant consumption seems to be very variable in the Tuscan Archipelago (table 3 and 4) and not widespread among individuals of the populations, judging from the relatively low proportion of stomachs with plant matter. The importance of plants in the diet seems to be less pronounced in *P. muralis* than in *P. sicula*.

Plant matter was found only in a minor proportion of the stomachs of *P. hispanica* from Benidorm Island (table 8). This kind of food type is even less important in *P. sicula* from Menorca and completely absent from the sample of *P. tiliguerta* (table 8).

Finally, plant matter was frequently found in the diet of *P. pityusensis* and *P. lilfordi* (tables 5, 6, and 7). The Balearic species (pooled data) showed a significantly higher percentage of individuals consuming plant matter than both *Podarcis* species (pooled) from the Tuscan Archipelago (Mann-Withney U test, $Z=2.074$, $p=0.038$), but we did not find a significant difference between both archipelagos concerning the average volume of plant matter ($Z=1.36$, $P=0.17$).

Spearman rank correlation analyses were computed between principal dietary factors and other characteristics of the populations under study supposedly related with plant consumption (table 9). We found a negative correlation between dietary

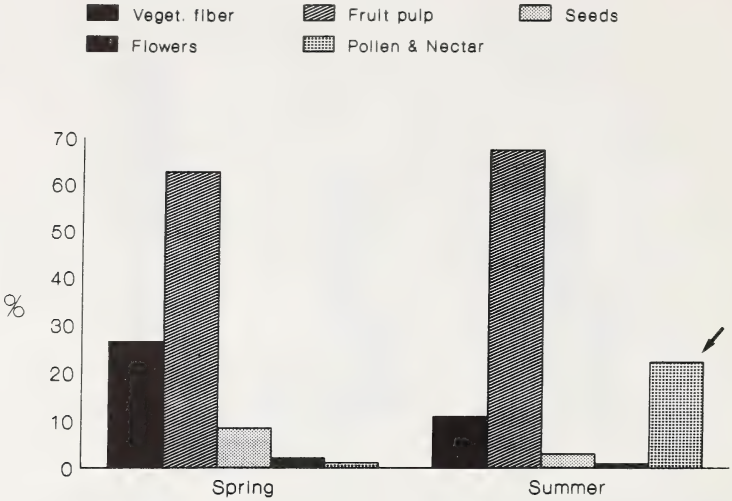


Fig. 5: Proportion of different plant parts eaten by *Podarcis lilfordi* during spring and summer (pooled data of all populations under study). The arrow indicates the relatively high proportion of pollen and nectar in summer sample (see text for more details).

diversity and plant consumption, and also between dietary diversity and the number of prey per stomach. This last result indicates that the consumption of clumped prey significantly reduced dietary diversity, mainly by the inclusion of Formicidae. Hence, we also found a positive correlation between plant consumption and the proportion of Formicidae in the diet.

In summary, *Podarcis* which include a higher proportion of plants in their diets (e.g., those of Balearic Islands, especially *P. lilfordi*) are characterized by a high proportion of clumped prey, principally ants.

It is also interesting to point out the lack of correlation between body size of lizards and all trophic factors analyzed.

Because we lack a direct estimation of trophic availability in islands, we used surface area and maximum elevation above sea level of the island, the best predictors of species abundance in Mediterranean islands (Parlanti et al. 1988). We were unable to find any relation between dietary factors and those variables (table 9). Hence, we can conclude that plant use and dietary diversity are rather independent of the islands size.

In the Balearic Islands, where plant use is widespread, we were able to distinguish in stomach contents the different parts of plants eaten by lizards. Hence, we classified plant remains in five categories: 1. vegetable fibre from leaves or soft stems, 2. flowers, 3. fruit pulps, 4. seeds, and 5. nectar and pollen. As we see in figures 4 and 5, the bulk of plant matter is formed by fruit pulp both in *P. pityusensis* and *P. lilfordi*.

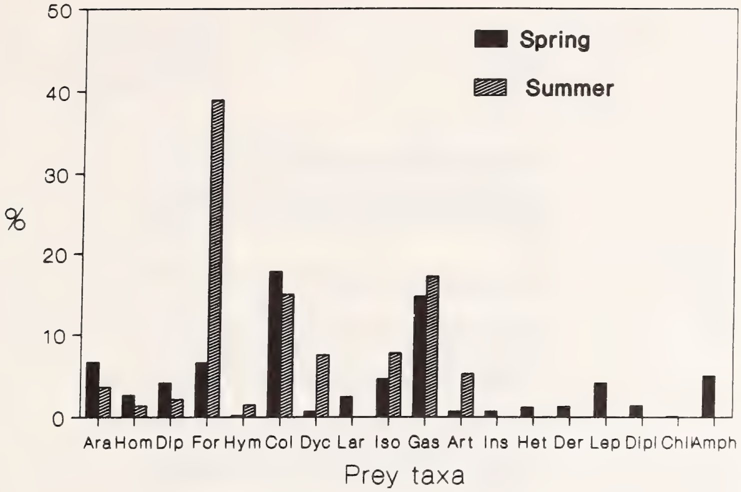


Fig. 6: Seasonal changes in the proportion of the most important prey taxa eaten by *Podarcis lilfordi* in spring and summer. Abbreviations as in Figures 1, 2, and 3.

Seasonal effects

We studied seasonal dietary shifts in *Podarcis lilfordi* populations. Results from spring and summer samples are summarized in tables 6 and 7 respectively.

In general, dietary diversity was lower during summer. The relative abundance in the diet of Coleoptera, Isopoda, and Formicidae exhibited significant variations (G-tests, in all cases $p<0.001$), whereas the relative abundance of Araneae, Diptera (for both $G=10.33$, $p>0.05$), Chilopoda ($G=10.91$, $p>0.05$), Homoptera, Heteroptera, and larvae ($G=0.85$, $p>0.05$) remained fairly constant. Hence, the seasonal dietary shifts can be summarized in a higher importance of Coleoptera during spring and a predominance of Isopoda and Formicidae during summer. In fact, the trend to myrmecophagy is so strong that ants are the main prey even by volume (fig 6), what is particularly noteworthy given the small size of ant species involved.

Also plant consumption is significantly higher during summer, concerning the proportion of individuals consuming plant matter (fig 7, Kruskal-Wallis analysis, $H=5.73$, $p=0.015$), as well as the average volume of plants in stomachs or faecal pellets (fig 8, $H=13.21$, $p=0.0003$).

The rather high proportion of pollen and nectar from summer samples of *P. lilfordi* deserves special attention. This amount of nectar and pollen came from the Nitge lizards faecal pellets (fig 5). The spring diet of Nitge lizards is similar to that of the lizards of other islands (table 6) but with the arrival of summer trophic resources seems to decline drastically in this islet (Pérez-Mellado pers. obs.) and the diet shifts to a highly herbivorous composition. Faecal analyses indicate that the main item (70 %) were anthers, nectar and pollen of the sea fennel *Crithmum maritimum*

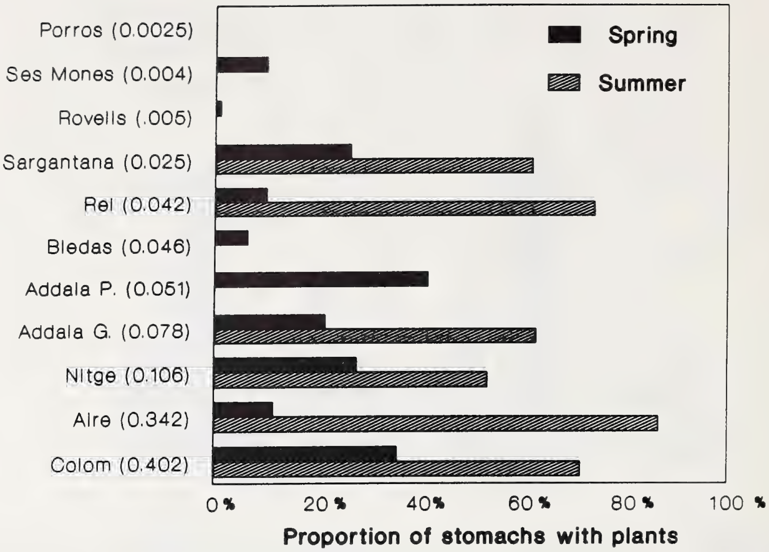


Fig. 7: Proportion of stomach or faecal pellets with plant matter of *Podarcis lilfordi* during spring and summer (in parentheses the size of the island in km²).

(Umbelliferae), the most common plant species on the island (see also Pérez-Mellado 1989). During hot days of late July and August it is possible to observe numerous active lizards on Nitge, even at midday, engaged in a "nectaring" behaviour clumped on the top of *C. maritimum* inflorescences.

Discussion

One might predict similar diets in both Mediterranean groups of islands, Balearics and Tuscan Archipelago. However, *P. sicula* and *P. muralis* (from the latter group) showed a more diverse diet in which plant material plays a secondary role. The diet of these species is composed of the most common terrestrial arthropods found in Mediterranean ecosystems (see similar results in Valakos 1986, 1987; Pollo & Pérez-Mellado 1988). It is also of interest to point out the similarity of the diets shown by populations of *Podarcis sicula* from the Tuscan Archipelago and Menorca, in spite of the distance between them. This result indicates that dietary characteristics of the populations under study cannot be explained solely by different trophic availabilities in the two archipelagos.

In the Balearic Islands, we observe that stenophagy occurs in both species, *P. lilfordi* and *P. pityusensis*, and that it is directed toward clumped prey such as Homoptera, some families of Coleoptera as Curculionidae, and, specially, ants. How can this high consumption of ants and other very small prey be explained? Ants are strongly chitinized and of comparatively small size in the dietary samples studied. Taking into account current time-minimizing predation risk models (see, for exam-

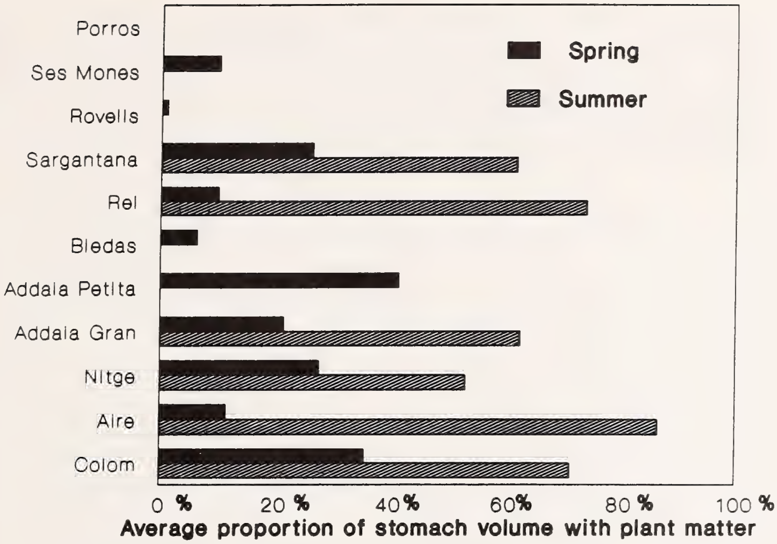


Fig. 8: Average proportion of stomach or faecal pellets volume of plant matter in *Podarcis lilfordi* during spring and summer.

ple, Schoener 1969 and Stephens & Krebs 1986), prey of this size is not profitable for the predator (Fuentes 1974). However, the searching costs are lower because of their clumped distribution in nests, columns or aggregations (see also Darewskij 1967 for a similar approach). In addition, as Naganuma & Roughgarden (1990) pointed out, the time-minimizing predation risk model (Schoener 1969) is more appropriate to continental conditions (McLaughlin & Roughgarden 1989, fide Naganuma & Roughgarden 1990) than to insular conditions with little or no predation pressure as in the Balearic Islands (Pérez-Mellado 1989, and pers. obs.). Here, it may be more appropriate to employ a net energy gain per time of activity approach (Naganuma & Roughgarden 1990). In this context, even if the energy-maximizing criterion favoured the consumption of the largest ingestible prey item, because such large items are much less frequently encountered, very small items can be included in an optimal diet (sensu Schoener 1971). In fact, the myrmecophagy is common among insular populations of *Podarcis* lizards (Quayle 1983; Ouboter 1981; Salvador 1976, 1986a, b) and it is postulated as the optimal strategy in arid environments (Pianka 1986; Pérez-Mellado 1992; Pollo & Pérez-Mellado 1988, 1991), or during periods of dry conditions (see similar conclusions in James 1991 for termites). Ballinger & Ballinger (1979) found a reduction in trophic diversity in *Sceloporus jarrovi* during years of low trophic availability and a corresponding rise in the consumption of small Hymenoptera (e.g. Formicidae). Thus, ants can be considered a quite general dietary alternative in situations of poor trophic availability.

Pianka & Parker (1975) explained the bizarre morphology of some myrmecophagous species of lizards as *Phrynosoma* spp. and *Moloch horridus* as an adaptation of body form to this kind of trophic ecology. But the extent of myrmecophagy in Mediterranean lizards, lacking any special adaptation, challenges this interpretation (see other examples in Greene 1982). As Greene (1982) pointed out, a highly modified morphology is not a prerequisite for being an ant specialist.

Plant matter is important in the diet of several populations of insular *Podarcis*. Assuming that dietary diversity is, at least partially, related to arthropod availability, we can expect an inverse relation between trophic diversity and plant consumption as we showed above (see Results). But we were unable to detect a relationship between plant consumption and island area.

If arthropod availability is an important factor in determining the extent of plant consumption we might also expect a higher plant consumption during dry summer. The comparison between spring and summer diets of *P. lilfordi* confirmed such an expectation, also predicted by Eisentraut (1949). Hence, the appearance of herbivory seems to be linked in this case to a temporary poverty of arthropod prey (see similar results for *Liolaemus* species inhabiting Chilean Andes in Fuentes & Di Castri 1975 and for *Tropidurus* lizards in Schluter 1984, but see also several examples of nectarivorism apparently not related to arthropod availability in Whitaker 1968, 1987; Vinson 1975; Thorpe & Crawford 1979, and Cheke 1984).

Pough (1973) indicated that because small lizards have higher energy requirements in proportion to their body weight, it is not possible for them to acquire a herbivorous diet. But Greene (1982) demonstrated that herbivory is much more common among small lizards than previous data suggested. Among lacertid lizards, plant consumption is fairly common in insular populations (Castilla et al. 1989 for *Lacerta bedriagae*; Eisentraut 1949; Koch 1928; Salvador 1976, 1986a, b; Pérez-Mellado 1989 for Balearic lizards; Elvers 1977; Sadek 1981, Lunn 1991 for *Podarcis dugesii*; Sorci 1990 for *Podarcis filfolensis*; Di Palma 1984 for *Psammodromus algirus*; Henle & Klaver 1986 for *Podarcis sicula*).

In general, these previous works did not mention the proportion of different parts of the plant consumed by lizards (Mautz & Nagy 1987). Our data indicates that the highest proportion of plant matter corresponds to fruit pulps, seeds, nectar, and pollen. Thus, high energy-content materials were consumed, in some cases with a caloric value close to that of animal origin (Golley 1961), and can be assimilated at a very high efficiency (see, for example, Martínez del Río 1990 for nectar). Such special herbivory can explain the lack of morphological specializations of Balearic lizards (Greene 1982). True herbivory, primarily based on vegetal fibre, is unlikely in lacertid lizards because they lack suitable masticatory capacities as a consequence of their kinetic skull and streptostylic mandibular suspension (Ostrom 1963; Szarski 1962). Pough (1973) pointed out that a true herbivorous behaviour could develop only in tropical ecosystems, where these plant materials are available throughout the year. In the Balearics we observed a higher plant consumption in summer coinciding with the apparition of fruits in several Mediterranean plant species as *Pistacia lentiscus* frequently found in stomach contents and faecal pellets. The occurrence of seasonal changes in abundance of this food type does not preclude its effective use by lizards.

The most interesting foraging behaviour among populations under study was observed in Nitge Island where *Podarcis lilfordi* feeds during summer almost exclusively on nectar and pollen of *Crithmum maritimum* (more than 70 % by volume in one of the summer samples) and a few arthropods, mainly ants. Koch (1928) and Salvador (1976) reported a similar behaviour in *P. lilfordi* from Na Foradada Islet (Cabrera Archipelago, south of Mallorca), where individuals were seen climbing on Umbelliferae, catching insects, and licking nectar.

Nitge, and possibly other Balearic islets, have special conditions that might explain the appearance of this feeding strategy. The islet is patchly covered by three small plant species (Pérez-Mellado 1989) two of them, *Allium ampeloprasum* and *Crithmum maritimum* used as food resources by lizards. In summer the drought of the islet is extreme and very few arthropods can be seen. During the first half of summer 1991 lizards were observed feeding on flowers of *Allium ampeloprasum* (R. Brown pers. comm.). This demonstrates adaptability to a new food resource as the height and structure of these plants means that they are not generally available to the lizards (unless flattened by wind or domestic goats). *C. maritimum* comes into flower during the second half of summer, when it is possible to observe dozens of lizards climbing these plants and licking nectar and pollen from the small flowers while pending from the inflorescences to which they climb by the forelimbs.

In summary, herbivory of Mediterranean *Podarcis* can be considered as part of a very opportunistic foraging behaviour. In fact, our data indicate the usual consumption of other unexpected foods such as crustaceans of the order Amphipoda that were taken from the shore of the islets. A similar behaviour was described by Lukina (1963 in Darevskii 1967) in *Lacerta saxicola szcerbaki* (see also Henle & Klaver 1986 for *Podarcis sicula).* These insular populations are also frequently observed taking unusual food such as carcasses or any organic matter left by visiting tourists (Corti & Pérez-Mellado pers. obs.; see also Elvers 1977; Kramer 1946; Lunn 1991; Sadek 1981; Salvador 1976, 1979). On the other hand, malacophagy seems to be uncommon (see tables 3–8) in Mediterranean lizards under study, in spite of the usually high snail abundance in insular ecosystems (Corti & Pérez-Mellado pers. obs.) and their potential profitability. This fact can be explained by the high costs of handling and crushing their shells (Greene 1982).

Finally, we made only three observations of cannibalism by adult male *Podarcis lilfordi* on hatchlings. This behaviour seems to be relatively common in other populations of insular lacertids (Kramer 1946; Salvador 1976, 1986a and b), but we do not know its importance from a trophic point of view.

Summarizing our results, we found a highly adaptable feeding behaviour in *Podarcis pityusensis* and *Podarcis lilfordi* with very variable food materials in their diets. Like the Balearic Islands' *Podarcis*, the diet of *Podarcis hispanica* from Benidorm Island also appears to be fairly well adapted to a dry environment, including a large proportion of ants. Why did we not find similar results in *P. tiliguerta*, *P. sicula* and *P. muralis*? Concerning the Tuscan Archipelago, the drought during late spring and summer is less severe (see above), thus, we can expect a higher arthropod availability that allows a more diverse diet based on larger and more profitable prey such as Coleoptera, Dyctioptera, or Diptera. In the case of *P. tiliguerta*, it inhabits an island with highly variable ecological conditions, similar to those in the continent. Hence, its diet does not show any insular characteristics. However the diet of the introduced *Podarcis sicula* in Menorca is similar to that of the two *Podarcis* inhabiting the Tuscan Archipelago, indicating the importance of historical factors.

The isolation of *P. lilfordi* and *P. pityusensis* on the Balearic Islands took place during the Messinian period, which was characterized by very dry climatic conditions. The Balearic territory was at this time in the centre of a saline steppe that acted as a filter for the colonization of the area (Alcover & Mayol 1982). It is therefore feasible that there was strong natural selection for lizards with higher trophic adaptability and/or a capability to adopt a narrow myrmecophagous diet. In fact, it seems that the original distribution of *Podarcis lilfordi* in the island of Mallorca was limited to Vindobonian limestone areas, indicating that it was an arid adapted species (Colom 1978).

In conclusion, trophic characteristics of insular populations of *Podarcis* species can be explained by a combination of factors including present day ecological conditions as well as historical factors. Trophic behaviour of Mediterranean *Podarcis* is well adapted to present ecological conditions considering the extremely dense populations attained in several islets, specially in the case of Balearic Islands (Pérez-Mellado 1989 and unpub. data; see a similar conclusion for *Aporosaura anchietae* in Robinson & Cunningham 1978, for *Podarcis filfolensis* in Sorci 1990, and for some populations of *Podarcis sicula* in Henle & Klaver 1986). We lack appropriate information about predation pressure in the Tuscan Archipelago, Corsica, and Benidorm Islands, but in the case of the Balearics it is probable that the absence of predators in islets permits foraging behaviour on plants, characterized by higher time investment, and related dense populations of lizards. Barbault (1991) stressed the strong relation between predation and the density of lizard populations, and the relationship between high lizard densities and low predator abundance in islands has been widely recognized (e. g. Case 1983; Case & Bolger 1991).

Acknowledgements

Richard P. Brown, Benedetto Lanza, and an anonymous reviewer provided very helpful critiques and linguistic revisions of the manuscript. We are greatly indebted to Dirk Bauwens, Aurora M. Castilla, M. Gil, F. Guerrero, V. Roca, A. Martínez and Pepa Carbonell for their help during field work, and to Prof. Benedetto Lanza and Dra. Marta Poggesi for allowing us to examine stomach contents from specimens deposited at the Museo di Storia Naturale "La Specola", Firenze. Support for work in the Balearic Islands was partly provided by the grant "Ecofisiología de *Podarcis* (Sauria, Lacertidae); balances energéticos y coste del herbivorismo" (Programa de Acciones Concertadas, Universidad de Salamanca), and the project PB90-0526-CO2-01 from the Ministerio de Educación y Ciencia.

Zusammenfassung

Wir haben die Nahrung von mehreren Mittelmeerarten der Gattung *Podarcis* untersucht und die Voraussage einer breiteren Nahrungsbasis von Eidechsen unter kargen Umweltbedingungen getestet. Wir haben noch dazu den Grad und die Art von Herbivorie in Relation zur Vielfalt von Arthropoden in der Nahrung untersucht. Die Eidechsen vom Toskanischen Archipel, *P. sicula* von Menorca und *P. tiliguerta* von Korsika, haben eine ziemlich breite Nahrungsbasis. Im Gegensatz dazu waren *P. lilfordi* und *P. pityusensis* von den Balearischen Inseln und, in geringerer Weise, *P. hispanica* von der Insel Benidorm stenophag, inklusive einem verhältnismäßig hohen Anteil von Früchten in der Nahrung. Pflanzenmaterial ist eine gewöhnliche Speise in den meisten untersuchten Populationen, besonders auf den Balearischen Inseln. Eine besonders hohe saisonale Änderung im Herbivoriegrad wurde bei den Populationen von *P. lilfordi* und *P. pityusensis* beobachtet, wo energiehaltige Pflanzenteile im Sommer häufig verzehrt werden. Auf einer der Balearischen Inseln (Nitge) besteht die gesamte Sommernahrung aus Pollen und Nektar einer bestimmten Pflanzenart. Herbivorie und andere Nahrungsbesonderheiten der Mittelmeereidechsen zeigen ein flexibles Nahrungsverhalten im Vergleich zu den Festlandeidechsen gleicher Gattung. Dies könnte auf einen Mangel an Prädatoren auf kleinen Inseln mit kargen Umweltbedingungen zurückzuführen sein, der eine hohe Populationsdichte erlaubt. Verschiedene Nahrungscharakteristiken zwischen Inselpopulationen können als Konsequenz mehrerer ökologischer Bedingungen angesehen sowie auf historische und biogeographische Unterschiede zurückgeführt werden.

References

Alcover, J. A., S. Moyà-Solà & J. Pons-Moyà (1981): Les quimeres del passat. Els vertebrats fòssils del Plio-Quaternari de les Balears i Pitiüses. — Editorial Moll, Ciutat de Mallorca.

Alcover, J. A. & J. Mayol (1982): Espèces relictuelles d'Amphibiens et de Reptiles des îles Baléares et Pityuses: un extension des resultats. — Bull. Soc. Herpet. France 22: 69—74.

Arnold, E. N. (1987): Resource partitioning among lacertid lizards in southern Europe. — J. Zool. Lond. (B) 1: 739—782.

Azzaroli, A. (1983): Biogeografia dei Mammiferi della Sardegna. — Lav. Soc. Ital. Biogeogr. (N.S.) 8: 35—52.

Ballinger, R. E. & R. A. Ballinger (1979): Food resource utilization during periods of low and high food availability in *Sceloporus jarrovi* (Sauria: Iguanidae). — Southwest. Nat. 24: 347—363.

Barbault, R. (1991): Ecological constraints and community dynamics: linking community patterns to organismal ecology. The case of tropical herpetofaunas. — Acta Oecologica 12: 139—163.

Case, T. J. (1983): The reptiles: ecology. — Pp. 159—209 in: Case T. J. & M. L. Cody (eds), Island Biogeography in the Sea of Cortez. University of California Press, Berkeley.

Case, T. J. & D. T. Bolger (1991): The role of introduced species in shaping the distribution and abundance of island reptiles. — Evol. Ecol. 5: 272—290.

Castilla, A. M., D. Bauwens, R. Van Damme & R. F. Verheyen (1989): Notes on the biology of the high altitude lizard *Lacerta bedriagae*. — Herpet. Jour. 1: 400—403.

Cheke, A. S. (1984): Lizards of the Seychelles. — Pp. 331—360 in: Stoddart, D. R. (ed.). Biogeography and Ecology of the Seychelles Islands. The Hague, Dr. W. Junk Publ.

Cirer, A. M. (1981): La Lagartija ibicenca y su círculo de razas. — Conselleria d'Ecologia i Medi Ambient, Consell Insular d'Eivissa i Formentera, Eivissa.

Cirer, A. M. (1987): Aplicación de técnicas estadísticas multivariantes a las poblaciones del lacértido *Podarcis pityusensis* (Boscá, 1883). — Rev. Esp. Herp. 2: 145—163.

Colom, G. (1978): Biogeografia de las Baleares. La formación de las islas y el origen de su Flora y de su Fauna. — Diputación Provincial de Baleares, Instituto de Estudios Baleáricos C.S.I.C., Palma de Mallorca.

Corti, C., M. Capula & G. Nascetti (1989): Biochemical taxonomy of *Podarcis sicula* from the Tuscan Archipelago (Reptilia, Sauria, Lacertidae). — First World Congress of Herpetology. Canterbury, 11—19, September 1989 (Poster).

Darevskii, I. S. (1967): Sakl 'nye Yashcheritsky Kaavkaza Izdatel'stvo. — Nauka, Leningrad (translated 1978 as: Rock lizards of the Caucasus. Indian Nat. Sci. Doc. Centre, New Delhi.)

Di Palma, M. G. (1984): Régime alimentaire de *Psammodromus algirus* (Reptilia, Lacertidae) dans une population insulaire du Canal de Sicile. — Rev. Ecol. 39: 225—230.

Eisentraut, M. (1949): Die Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln und ihre Rassenaufspaltung im Lichte der Evolution. — Mitt. zool. Mus. Berl. 26: 1—225.

Elvers, I. (1977): Flower-visiting lizards on Madeira. — Bot. Notiser 130: 231—234.

Fuentes, E. R. (1974): Structural convergence of Lizard Communities in Central Chile and Southern California. — Thesis, University of California, Berkeley.

Fuentes, E. R. (1984): Evolution of lizard niches in Mediterranean habitats. — Pp. 417—444 in: Di Castri, F., D. W. Goodall & R. L. Specht (eds), Mediterranean-type shrublands (Ecosystems of the world, vol. 11). Elsevier Sci. Pub Co, Amsterdam, Oxford, New York.

Fuentes, E. R. & F. Di Castri (1975): Ensayo de Herbivoria experimental en especies de *Liolaemus* (Iguanidae) chilenos. — An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso 8: 66—75.

Golley, F. B. (1961): Energy value of ecological materials. — Ecology 42: 581—584.

Gorman, M. L. (1979): Island Ecology. — Chapman and Hall, London.

Greene, H. W. (1982): Dietary and Phenotypic Diversity in Lizards: Why are some organisms specialized? — Pp. 107—128 in: Mossakowski, D., & G. Roth (eds), Environmental Adaptation and Evolution. Gustav Fischer, Stuttgart, New York.

Guijarro, J. A. (1984): The climate of Eivissa and Formentera. — Pp. 119—135 in: Kuhbier H., J. A. Alcover & C. Guerau d'Arellano Tur (eds), Biogeography and Ecology of the Pityusic islands (Monographiae Biologicae 52). Dr. W. Junk Publ., The Hague, Boston, Lancaster.

Henle, K. & J. J. Klaver (1986): *Podarcis sicula* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) — Ruineneidechse. — Pp. 254—342 in: W. Böhme (ed.), Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Echsen III (*Podarcis*). Aula Verlag, Wiesbaden.

Henry, P. M. (1977): The Mediterranean: A threatened microcosmos. — Ambio 6: 300—307.

Hespenheide, H. A. (1975): Prey characteristics and predator niche width. — Pp. 158—180 in: Ecology and Evolution of Communities. Harvard University Press.

James, C. D. (1991): Temporal variation in diets and trophic partitioning by coexisting lizards (*Ctenotus*: Scincidae) in central Australia. — Oecologia 85: 553—561.

Koch, K. (1928): Sammeltage auf den Inseln der Balearen- und Pityusengruppe. — Bl. Aquar. Kde. 39: 153—160.

Kramer, G. (1946): Veränderungen von Nachkommenziffer und Nachkommengröße sowie der Altersverteilung von Inseleidechsen. — Z. Naturforsch. 1: 700—710.

Levins, R. (1968): Evolution in changing environments. — Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.

López, P., J. Martín & A. Salvador (1991): Diet selection by the Amphisbaenian *Blanus cinereus*. — Herpetologica 47: 210—218.

Lunn, J. (1991): Scavenging by the madeiran lizard *Lacerta dugesii*. — Brit. Herpet. Soc. Bull. 35: 10—11.

Martínez del Río, C. (1990): Sugar preferences in Hummingbirds: The influence of subtle chemical differences on food choise. — Condor 92: 1022—1030.

Mautz, W. J. & K. A. Nagy (1987): Ontogenetic changes in diet, field metabolic rate, and water flux in the herbivorous lizard *Dipsosaurus dorsalis*. — Physiol. Zool. 60: 640—658.

Miller, A. R. (1983): The Metiterranean Sea, A. Physical aspects. — Pp. 219—238 in: Ketchum, B. H. (ed.), Estuaries and enclosed seas (Ecosystems of the world vol. 26). Elsevier Sci. Pub. Co. Amsterdam, Oxford, New York.

Naganuma, K. H. & J. D. Roughgarden (1990): Optimal body size in Lesser Antillean *Anolis* lizards — a mechanistic approach. — Ecol. Monogr. 60: 239—256.

Ostrom, J. H. (1963): Further comments on herbivorous lizards. — Evolution 17: 368—369.

Ouboter, P. E. (1981): The ecology of the island lizard *Podarcis sicula salfii*: correlation of microdistribution with vegetation coverage, thermal environment and food size. — Amphibia Reptilia 2: 243—257.

Parlanti, C., B. Lanza, M. Poggesi & V. Sbordoni (1988): Anfibi e Rettili delle isole del Mediterraneo: un test dell' ipotesi dell' equilibrio insulare. — Bull. Ecol. 19: 335—348.

Pérez-Mellado, V. (1989): Estudio ecológico de la lagartija balear *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874) en Menorca. — Revista de Menorca 53: 455—511.

Pérez-Mellado, V. (1992): Ecology of lacertid lizards in a desert area of eastern Morocco. — J. Zool., Lond. 226: 369—386.

Pérez-Mellado, V. & A. Salvador (1988): The Balearic lizard: *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874) (Sauria, Lacertidae) of Menorca. — Arq. Mus. Bocage, n. s. 1: 127—195.

Pianka, E. R.: Ecology and Natural History of Desert Lizards. — Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.

Pianka, E. R. & W. S. Parker (1975): Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos.* — Copeia 1975: 141—162.

Pollo, C. & V. Pérez-Mellado (1988): Trophic ecology of a taxocenosis of mediterranean Lacertidae. — Ecologia Mediterranea 14: 131—147.

Pollo, C. & V. Pérez-Mellado (1991): An analysis of a mediterranean assemblage of three small lacertid lizards in Central Spain. — Acta Oecologica 12: 655—671.

Pough, F. H. (1973): Lizard energetics and diet. — Ecology 54: 837—844.

Quayle, A. (1983): Notes on the diet of Erhard's wall lizard, *Podarcis erhardii.* — Brit. Jour. Herpet. 6: 309—310.

Riba, O. (1981): Aspectes de la geologia marina de la conca mediterrània balear durant el Neogen. — Mem. r. Acad. Cièn. Art. Barcelona 45: 1—115.

Rivas-Martínez, S. & M. Costa (1987): España insular I: Las Baleares. Pp. 487—513 in: Peinado M., & S. Rivas-Martínez (eds), La Vegetación de España. Servicio de Publicaciones, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares.

Robinson, M. D. & A. B. Cunningham (1978): Comparative diet of two Namib Desert sand lizards (Lacertidae). — Madoqua 11: 41—53 .

Sadek, R. A. (1981): The diet of the Madeiran Lizard *Lacerta dugesii.* — Zool. J. Linn. Soc. 73: 313—341.

Salvador, A. (1976): La Alimentación de los reptiles de Cabrera. — Degree Thesis, University of Madrid.

Salvador, A. (1979): Interaction between the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*) and Eleonora's falcon (*Falco eleonorae*). — J. of Herpet. 14: 101.

Salvador, A. (1986a): *Podarcis lilfordi* (Gunther, 1874) — Balearen-Eidechse. — Pp. 83—110 in: Böhme, W. (ed.) Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas 2/II Echsen III (*Podarcis*). Aula Verlag, Wiesbaden.

Salvador, A. (1986b): *Podarcis pityusensis* (Boscá, 1883) — Pityusen-Eidechse. — Pp. 231—253 in: Böhme, W. (ed.) Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas 2/II Echsen III (*Podarcis*). Aula Verlag, Wiesbaden.

Schluter, D. (1984): Body size, prey size and herbivory in the Galapagos lava lizard, *Tropidurus.* — Oikos 43: 291—300.

Schoener, T. W. (1969): Optimal size and specialization in constant and fluctuating environments: an energy-time approach. — Brookhaven Symposium in Biology 22: 103—114.

Schoener, T. W. (1971): Theory of feeding strategies. — Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 369—404.

Sorci, G. (1990): Nicchia trofica di quattro specie di Lacertidae in Sicilia. — Naturalista sicil. 4: 83—93.

Stephens, D. W. & J. R. Krebs (1986): Foraging theory. — Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Strahler, A. N. (1986): Geografía Física. — Ediciones Omega, Barcelona.

Szarski, H. (1962): Some remarks on herbivorous lizards. — Evolution 16: 529.

Thorpe, R. S. & C. M. Crawford (1979): The comparative abundance and resource partitioning of two gecko species (*Phelsuma*) on Praslin, Seychelles. — Brit. J. Herpetol. 6: 19—24.

Valakos, E. D. (1986): The feeding ecology of *Podarcis erhardii* in a main insular ecosystem. — Herpetol. J. 1: 118—121.

Valakos, E. D. (1987): The food of some Lacertidae in the insular ecosystems of the Aegean. — Pp. 407—410 in: Van Gelder, J. J., H. Strijbosch & P. J. M. Bergers (eds), Proc. 4th Gen. Meeting Soc. Europ. Herpet. Faculty of Sciences, Nijmegen.

Vinson, J. M. (1975): Notes on the reptiles of Round Islands. — Mauritius Inst. Bull. 8: 49—67.

Whitaker, A. H. (1968): The lizards of the Poor Knights Islands. New Zealand. — New Zealand J. Sci. 11: 623—651.

Whitaker, A. H. (1987): The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies. — New Zealand J. Bot. 25: 315—328.

Table 1: Samples from insular Mediterranean lizards and general characteristics of the islands studied. In sample column, Sp = spring, Su = summer. P column = type of material analyzed, S = stomach contents, F = faecal pellets (see text for more details).

Island	Species	Area (km^2)	Maximum elevation (m)	Sample	P
Tuscan Archipelago					
Elba	*Podarcis sicula*	223.5	1019	Sp	S
Montecristo	*Podarcis sicula*	10.4	645	Sp	S
Formica di Burano	*Podarcis sicula*	0.006	11	Su	S
Sparviero	*Podarcis sicula*	0.013	38	Su	S
Giglio	*Podarcis sicula*	21.2	498	Sp	S
Capraia	*Podarcis sicula*	19.6	449	Sp	S
Topi	*Podarcis muralis*	0.013	33	Su	S
Ortano	*Podarcis muralis*	0.012	22	Sp	S
Paolina	*Podarcis muralis*	0.002	13	Sp	S
Elba	*Podarcis muralis*	223.5	1019	Su	S
Gorgona	*Podarcis muralis*	2	255	Su	S
Pianosa	*Podarcis muralis*	10.3	29	Sp	S
Corsica	*Podarcis tiliguerta*	8722	2710	Su	S
Iberian peninsula (eastern coast)					
Benidorm	*Podarcis hispanica*	0.07	50	Su	S
Balearic Islands					
Menorca	*Podarcis sicula*	701	357	Su	S
Eivissa	*Podarcis pityusensis*	541	475	Su	S
Formentera	*Podarcis pityusensis*	82	192	Su	S
Espalmador	*Podarcis pityusensis*	2.09	27	Su	S
Penjats	*Podarcis pityusensis*	0.12	16	Su	S
Espardell	*Podarcis pityusensis*	0.85	29	Su	S
Torretes	*Podarcis pityusensis*	0.088	8	Su	S
Tagomago	*Podarcis pityusensis*	0.52	114	Su	S
Ses Rates	*Podarcis pityusensis*	0.018	13	Su	S
Santa Eulària	*Podarcis pityusensis*	0.049	31	Su	S
s'Hort	*Podarcis pityusensis*	0.005	20	Su	S
En Calders	*Podarcis pityusensis*	0.028	6	Su	S
Negra	*Podarcis pityusensis*	0.037	7	Su	S
Vedrá	*Podarcis pityusensis*	0.621	380	Su	S
Murada	*Podarcis pityusensis*	0.013	37	Su	S
Malví Plà	*Podarcis pityusensis*	0.008	9	Su	S
Malví Gros	*Podarcis pityusensis*	0.012	18	Su	S
Nitge I	*Podarcis lilfordi*	0.106	26	Sp	S
Nitge II	*Podarcis lilfordi*			Su	F
Nitge III	*Podarcis lilfordi*			Su	F
Bledas	*Podarcis lilfordi*	0.046	61	Sp	S
Addaia Gran I	*Podarcis lilfordi*	0.078	22	Sp	S
Addaia Gran II	*Podarcis lilfordi*			Su	S
Addaia Petita	*Podarcis lilfordi*	0.051	20	Sp	S
Ses Mones	*Podarcis lilfordi*	0.004	2	Sp	S
Aire I	*Podarcis lilfordi*	0.342	15	Sp	S
Aire II	*Podarcis lilfordi*			Su	F
Codrell	*Podarcis lilfordi*			Su	F
Sargantana I	*Podarcis lilfordi*	0.025	15	Sp	S
Sargantana II	*Podarcis lilfordi*			Su	F
Rovells	*Podarcis lilfordi*	0.005	7	Sp	S
Porros	*Podarcis lilfordi*	0.002	1	Sp	S
Rei I	*Podarcis lilfordi*	0.042	10	Sp	S
Rei II	*Podarcis lilfordi*			Su	F
Colom I	*Podarcis lilfordi*	0.402	43	Sp	S
Colom II	*Podarcis lilfordi*			Su	F

Table 2: Length of prey in different populations under study. N = number of prey measured, SVL = average snout-vent-length in adult individuals, x = average prey length, Min. = minimum prey length, Max. = maximum prey length. Numbers II and III correspond to summer samples in six populations of *Podarcis lilfordi.*

Island	Species	SVL	N	x	Min.	Max.
Tuscan Archipelago						
Formica di Burano	*Podarcis sicula*	69.5	43	8.22	2.2	35
Sparviero	*Podarcis sicula*	69	17	7.8	2.5	11
Giglio	*Podarcis sicula*	60.7	19	6.5	1	21
Topi	*Podarcis muralis*	62.3	13	6.4	2	12
Ortano	*Podarcis muralis*	55.5	4	6.6	1.5	17
Paolina	*Podarcis muralis*	59.5	7	6.58	2.6	15
Elba	*Podarcis muralis*	62.1	9	4.5	2	12
Pianosa	*Podarcis muralis*	71.7	8	16.06	2	50
Corsica	*Podarcis tiliguerta*	57.8	58	6.06	1.5	21
Iberian peninsula						
Benidorm	*Podarcis hispanica*	57.5	52	3.94	2	16
Balearic Islands						
Menorca	*Podarcis sicula*	80	17	5.85	2	14.5
Eivissa	*Podarcis pityusensis*	65	286	2.22	0.8	20
Formentera	*Podarcis pityusensis*	74	320	4.3	1	30
Espalmador	*Podarcis pityusensis*	75.5	50	4.46	1.5	15
Penjats	*Podarcis pityusensis*	77.5	22	5.43	2	15
Espardell	*Podarcis pityusensis*	78.5	42	3.25	1.5	10
Torretes	*Podarcis pityusensis*	67.8	6	2.81	1.7	7
Tagomago	*Podarcis pityusensis*	78	119	2.25	1.8	10
Ses Rates	*Podarcis pityusensis*	79.5	19	2.27	2	6
Santa Eulària	*Podarcis pityusensis*	77.8	93	2.8	1.8	15
s'Hort	*Podarcis pityusensis*	73.5	7	6.33	2	15
En Calders	*Podarcis pityusensis*	69	16	2.47	2	3.5
Negra	*Podarcis pityusensis*	77.5	37	4.01	1.7	16
Vedrá	*Podarcis pityusensis*	77.8	29	3.06	2	10
Murada	*Podarcis pityusensis*	75	43	3.68	1.1	15
Malví Plà	*Podarcis pityusensis*	80	64	2.04	2	4
Malví Gros	*Podarcis pityusensis*	80	13	2.69	2	10
Nitge I	*Podarcis lilfordi*	61.9	406	2.21	0.6	37
Nitge II	*Podarcis lilfordi*		33	3.29	1.5	7
Nitge III	*Podarcis lilfordi*		263	2.58	1.8	15
Bledas	*Podarcis lilfordi*	64.5	13	6.43	2.7	21
Addaia Gran I	*Podarcis lilfordi*	62.4	114	3.24	0.8	12
Addaia Gran II	*Podarcis lilfordi*		11	3.68	1.5	7
Addaia Petita	*Podarcis lilfordi*	62.5	190	1.94	0.7	23
Ses Mones	*Podarcis lilfordi*	64.1	11	3.62	1.1	9
Aire I	*Podarcis lilfordi*	69.9	292	1.42	0.8	31
Aire II	*Podarcis lilfordi*		8	6.25	3	12
Codrell	*Podarcis lilfordi*	61.5	147	2.68	1.5	8
Sargantana I	*Podarcis lilfordi*	57.3	489	1.71	0.6	15
Sargantana II	*Podarcis lilfordi*		122	2.66	1.5	15
Rovells	*Podarcis lilfordi*	64	20	3.33	0.8	12
Porros	*Podarcis lilfordi*	66.8	28	4.25	1.5	11
Rei I	*Podarcis lilfordi*	68.6	25	4.4	1	21
Rei II	*Podarcis lilfordi*		20	3.23	1.2	6
Colom I	*Podarcis lilfordi*	65.7	34	4.25	0.4	18
Colom II	*Podarcis lilfordi*		13	5.06	1.8	11

Table 3: Diet of *Podarcis sicula* from Tuscan Archipelago. %N = proportion of the prey by number, %P = proportion of individual lizards having eaten the prey, B = trophic niche width, Bs = standardized niche width (see text). In the column %N vegetable matter is expressed as the average of the proportion of volume occupied by plant matter in individual stomachs, while in column %P we show the proportion of individual lizards having plant matter in their stomachs or faecal pellets.

Taxa	Overall		Elba		Montecristo		Formica di Burano		Sparviero		Giglio		Capraia	
	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P
Araneae	16.23	52.38	46.15	100	20	37.5	3.45	18.18	7.14	40	27.27	20	42.86	75
Isopoda	12.98	33.33			20	37	24.14	81.82	7.14	20	3.03	80		
Diplopoda	0.65	2.38					1.72	9.09						
Chilopoda	1.29	4.76					3.45	18.18						
Dyctioptera	3.24	11.9	7.69	25					7.14	40	6.06	20		
Homoptera	1.94	4.76	15.38	25					3.57	20				
Heteroptera	5.19	16.66			6.67	12.5	6.9	27.27			6.06	20	14.29	25
Diptera	18.83	23.8			6.67	12.5	39.66	36.36	7.14	40	9.09	30		
Coleoptera	8.44	21.42	7.69	25			8.62	36.36			18.18	30	14.29	25
Hymenoptera	1.94	7.14						.	3.57	20	3.03	10	14.29	25
Formicidae	7.79	19.04	7.69	25	13.33	25	3.45	9.09	21.43	60	3.03	10		
Insecta larvae	10.38	23.0			26.66	50	1.72	9.09	32.14	60	6.06	20		
Arthropoda undet.	7.78	19.04	7.69	25	6.67	12.5	3.45	18.18	10.71	40	15.15	20	14.29	25
Gastropoda	3.24	11.9	7.69				3.45	18.18			3.03	10		
Vegetable matter			17.5	40	50	11.11	5	9.09	50	20	30	10	50	25
No. of stom./faeces	42		4		8		11		5		10		4	
No. of prey	154		13		15		58		28		33		7	
No. of prey/stom.	3.66		3.25		1.87		5.27		5.6		3.3		1.75	
B	8.9		3.75		5.48		4.26		4.26		7.02		3.76	
Bs.	0.56		0.45		0.74		0.32		0.55		0.54		0.69	

Table 4: Diet of *Podarcis muralis* from Tuscan Archipelago.

Taxa	Overall		Topi		Ortano		Paolina		Elba		Gorgona		Pianosa	
	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P
Araneae	9.73	34.3	17.65	42.86	11.11	50	22.22	80	4.55	12.5				
Isopoda	7.07	18.7	11.76	14.29	3.7	16.67			9.09	25			30	50
Diplopoda	2.65	9.03			3.7	16.67	11.11	40						
Dyctioptera	5.3	15.6	11.76	14.29	7.41	33.33			9.09	25				
Homoptera	3.53	15.6		.	3.7	16.67	5.56	20	4.55	12.5	3.27	50	10	25
Heteroptera	4.42	15.6			3.7	16.67	11.11	40					20	50
Diptera	9.73	21.9	5.88	14.29	7.41	33.33	5.56	20	31.32	37.5				
Coleoptera	15.92	46.9	29.41	71.43	14.81	50	5.56	20	22.72	50			30	50
Hymenoptera	7.07	18.7	11.76	28.57	7.41	16.67	11.11	20	4.55	12.5			10	25
Formicidae	23.66	25	11.76	28.57	11.11	16.67	16.67	40	9.09	25	93.45	50		
Insecta larvae	6.5	12.5			14.81	33.33	5.56	20			3.27	50		
Arthropoda undet.	4.42	15.6			11.11	50	5.56	20	4.55	12.5				
Vegetable matter			10	14.28			70	20	25	14.28	5	50	22.5	40
No. of stom./faeces	31		7		6		5		8		2		4	
No. of prey	113		17		27		18		22		21		10	
No. of prey/stom.	3.64		2.42		4.5		3.6		2.75		10.5		2.5	
B	7.02		5.66		10.56		7.71		5.37		1.21		4.16	
Bs.	0.55		0.77		0.79		0.74		0.54		0.10		0.79	

Table 5: Diet of *Podarcis pityusensis* from Pityusic Islands.

Taxa	Eivissa		Formentera		Espalmador		Penjats		Espardell		Torreta		Tagomago		Rates	
	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P
Pseudoscorpionida	0.6	7.4	0.15	0.69			3.44	10	4.34	33.33						
Araneae	3.03	29.62	5.56	22.07	5.35	23.07	17.24	40	4.34	33.33	33.33	40	2.41	33.33		
Isopoda			1.24	5.52			6.89	20								
Diplopoda			0.15	0.69	0.89	3.84										
Chilopoda			0.62	2.07	0.89	3.84							0.80	11.11		
Collembola	34.24	7.4														
Orthoptera	0.3	3.7	0.46	2.07												
Dyctioptera	0.6	7.4	1.08	4.04	4.46	19.23			4.34	33.33						
Dermaptera			0.15	0.69												
Homoptera	1.81	18.51	14.68	28.97	42.85	7.69			4.34	33.33	8.33	20			3.7	12.5
Heteroptera	0.3	3.7	5.87	9.66	2.67	3.84			8.69	33.33	16.66	20	0.80	44.44	3.7	12.5
Diptera	0.3	3.7	10.2	34.48	3.57	3.84	20.68	30	4.34	33.33	8.33	20	0.80	11.11		
Lepidoptera	0.3		3.25	13.1	1.78	11.53	3.44	10			16.66	20	0.80	11.11		
Coleoptera	2.72	25.92	19.78	38.62	13.39	34.61	41.37	50					4.03	11.11	3.7	12.5
Hymenoptera	0.3	3.7	5.6	9.66	1.78	7.69			8.69	33.33	8.33	20				
Formicidae	53.03	88.88	23.8	48.28	8.92	23.07	3.44	10	60.86	66.66			86.29	77.7	77.77	50.0
Insecta larvae			2.32	8.97	1.78	11.53					8.33	20				
Insecta undet.	0.9	7.4		6.21	1.78	11.53									3.7	12.5
Arthropoda undet.	0.9	7.4	1.85	8.28	3.57	15.38									3.7	12.5
Gastropoda	0.6	7.4	3.25	11.72	6.25	11.53	3.44	10					0.80	11.11	3.7	12.5
Vegetable matter	57.5	25.92	50	42	48.57	26.92	60.75	80	10	33.33	5	50	63.33	33.3	60	50
No. of stom./faeces	27		145		26		10		3		2		9		8	
No. of prey	330		647		112		29		23		12		124		27	
No. of prey/stom.	12.22		4.46		4.3		2.9		7.66		6		13.77		3 37	
B	2.49		7.21		4.48		3.94		2.53		5.14		1.33		1.63	
Bs.	0.1		0.29		0.24		0.42		0.21		0.69		0.04		0.10	

Table 5 (continued): Diet of *Podarcis pityusensis* from Pityusic Islands.

Taxa	Santa Eulària		s'Hort		En Calders		Negra		Vedrà		Murada		Malví Gros		Malví Pla	
	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P
Pseudoscorpionida	0.81	4.54			22.22	50			13.5	33.33	1.47	4.34				
Araneae	1.63	4.54			5.55	25			5.2	22.22	4.41	4.34	2.81	11.76		
Isopoda	0.81	4.54	14.28	16.66	5.55	25	7.31	20	15.7	33.33	2.94	8.69	2.81	11.76	11.76	33.33
Chilopoda			14.28	16.66			4.87	20								
Collembola																
Orthoptera	2.45	4.54														
Dyctioptera	1.63	9.09									1.47	4.34			5.88	16.66
Dermaptera																
Homoptera	9.01	40.9			33.33	50			2.63	11.1	17.64	30.43	2.81	11.76	5.88	16.66
Heteroptera	1.63	4.54							5.26	11.11	2.94	8.69				
Diptera	1.63	9.09	14.28	16.66			2.43	20	2.63	11.11	7.35	17.39	1.40	5.88		
Lepidoptera	0.81	4.54					2.43	20	2.63	11.11						
Coleoptera	0.81	4.54	28.57	33.33			65.85	80	26.31	33.3	10.29	30.43	1.4	5.88	11.76	16.66
Hymenoptera	0.81	4.54					2.43	20	2.63	11.1	1.47	4.34				
Formicidae	71.31	68.18	14.28	16.66	33.33	75			23.68	22.2	42.64	39.13	88.73	29.41	58.82	16.66
Insecta larvae	0.81	4.54					4.87	40			1.47	4.34				
Insecta undet.	4.09	18.18	14.28	16.66							1.47	4.34				
Arthropoda undet.							9.75	60							5.88	16.66
Gastropoda	1.63	4.54									4.41	13.04				
Vegetable matter	70.76	77.27	70	83.33	71.66	75	50	60	78	55.5	68.75	69.56	40.76	18.3	55	33.33
No. of stom./faeces	22		6		4		5		9		23		17		6	
No. of prey	122		7		18		41		38		68		71		17	
No. of prey/stom.	5.54		1.16		4.5		8.2		4.22		2.95		4.17		2.83	
B	1.92		5.44		3.6		2.19		5.68		4.24		1.26		2.6	
Bs.	0.06		0.88		0.65		0.17		0.52		0.27		0.05		0.32	

Table 6: Diet of *Podarcis lilfordi* during spring.

Taxa	Nitge		Bledas		Addaia Gran		Addaia Petita		Ses Mones		Aire		Sargantana		Rovells	
	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P
Pseudoscorpionida	0.17	2.5									0.2	2.27			2.06	22.22
Araneae	1.22	15	4.17	21.43	6.1	35.71	2.26	22.22	4	33.3	0.81	9.09	1.02	18.6	2.06	22.22
Amphipoda													0.13	2.33	1.03	11.11
Isopoda	1.22	15	6.94	21.43	1.88	7.14	2.26	22.22			2.43	27.27	1.28	18.6		
Diplopoda			5.56	28.57	5.16	35.71			4	33.33	1.01	9.09	0.89	16.28		
Chilopoda											0.4	4.55	0.13	2.33		
Collembola	7.81	15					1.89	7.41					9.28	6.98		
Dyctioptera					0.47	3.57	0.38	3.7					0.26	4.65		
Embioptera	0.17	2.5					0.38	3.7					0.13	2.33		
Dermaptera	3.13	25									0.2	2.27				
Homoptera	40.97	62.5	12.5	42.86	30.52	42.86	60.75	22.22	20	66.6	69.43	18.18	46.56	74.42	7.22	22.22
Heteroptera			5.56	28.57	0.94	7.14	1.13	7.41	4	33.3	0.4	4.55	0.13	2.33	2.06	22.22
Neuroptera					3.57	0.47										
Diptera	1.74	25	12.5	50	7.98	32.14	4.53	25.93	8	66.67	2.23	25	3.95	25.58	2.06	22.22
Lepidoptera			1.39	7.14	0.94	7.14	1.51	14.81			1.01	6.82	0.13	2.33		
Coleoptera	9.38	52.5	9.72	35.71	12.68	46.43	5.28	25.93	12	66.67	2.23	18.18	2.17	32.56	8.25	33.33
Hymenoptera							0.38	3.7					0.38	6.98	1.03	11.11
Formicidae	29.69	80	11.11	28.57	22.54	75	14.34	62.96	16	66.6	14.98	75	28.95	83.72	63.92	77.78
Insecta larvae	1.39	17.5	13.89	42.85	7.98	53.57	2.26	22.22	16	100	1.22	13.64	2.81	16.29	5.15	55.55
Insecta undet.	1.56	17.5			1.88	10.71	0.73	3.7	8	33.33	0.6	4.55	0.26	2.33	1.03	11.11
Arthropoda undet.	1.39	15	9.72	28.57	0.47	3.57	1.51	11.11	4	33.33	1.42	15.91	0.39	4.65	1.03	11.11
Gastropoda	0.17	2.5	6.94	14.29			0.38	3.7	4	33.33	1.42	13.64	1.15	13.95		
Vegetable matter	27.53	65	6.3	71.42	21.41	60.72	41.37	28.57	10	33.3	11.44	20.45	26.31	37.2	1	11.11
No. of stom./faeces	40		14		28		27		3		44		43		9	
No. of prey	576		72		213		285		25		494		784		97	
No. of prey/stom.	14.4		5.14		7.6		9.81		8.33		11.22		18.23		10.77	
B	3.66		10.4		5.66		2.51		8.56		1.97		3.16		2.35	
Bs.	0.16		0.78		0.29		0.008		0.68		0.05		0.1		0.1	

Table 6: (continued).

Taxa	Porros		Rei		Colom	
	%N	%P	%N	%P	%N	%P
Pseudoscorpionida			1.41	5		
Araneae	7.32	40	9.86	35	8	25
Amphipoda	12.2	20				
Isopoda					0.8	3.13
Diplopoda	7.32	40			3.2	12.5
Chilopoda	2.44	20				
Collembola			12.68	15		
Dyctioptera					2.4	9.38
Embioptera					0.8	3.13
Dermaptera			1.41	5	0.8	3.13
Homoptera	21.95	60	16.9	30	4	12.5
Heteroptera	2.44	20			3.2	12.5
Neuroptera					0.8	3.13
Diptera	2.44	20	22.54	30	0.8	3.13
Lepidoptera					0.8	3.13
Coleoptera	24.39	100	4.23	10	5.6	15.63
Hymenoptera						
Formicidae	7.32	20	4.23	15	53.6	56.25
Insecta larvae			15.5	55	5.6	21.88
Insecta undet.	4.88	20	2.82	10	3.2	9.38
Arthropoda undet.	2.44	20	4.23	15	4	15.63
Gastropoda	4.88	40	4.23	15	2.4	9.38
Vegetable matter			10	5	35.52	53.12
No. of stom./faeces	5		20		32	
No. of prey	41		71		125	
No. of prey/stom.	8.2		3.55		3.9	
B	6.86		8.11		3.27	
Bs.	0.53		0.54		0.11	

Table 7: Diet of *Podarcis lilfordi* during summer.

Taxa	Nitge II		Nitge III/IV		Addaia Gran		Aire		Codrell		Sargantana		Rei		Colom	
	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P	%N	%P
Pseudoscorpionida	0.14	0.88														
Araneae	0.69	4.39	0.96	23.68	1.29	6.66	4.38	6.45	2.23	15.38	0.47	2.82	4.59	11.9	0.85	2.53
Isopoda	4.16	26.32	0.53	13.15	2.59	13.33	6.14	11.29	2.67	23.07	1.32	7.9	1.72	4.4	1.28	3.79
Diplopoda			0.1	2.63	1.29	6.66	1.75	3.22			0.18	1.12	0.57	1.5	1.71	5.06
Chilopoda											0.09	0.56				
Orthoptera							2.63	4.83								
Dyctioptera					1.29	6.66	3.5	3.22			4.15	22.59			0.85	2.53
Dermaptera	0.28	1.75	0.42	10.52					0.89	7.69			0.57	1.49		
Homoptera	0.14	0.88	1.5	31.57	3.89	13.33			0.89	7.69	0.37	2.25			0.83	2.53
Heteroptera			0.1	2.63			9.64	17.34	0.44	3.84	0.28	1.69	0.57	1.49		
Diptera	0.42	2.63	0.42	10.52	5.19	20	5.26	9.67	2.67	19.23	0.47	2.82	2.29	5.97	0.42	1.26
Lepidoptera	0.14	0.88							0.44	3.84			1.14	2.98	2.14	3.79
Coleoptera	3.05	13.16	1.82	36.84	15.58	73.33	17.54	27.41	5.35	46.15	2.07	11.86	10.34	25.37	6	17.72
Hymenoptera			0.21	5.26			0.87	1.61			1.13	6.77	0.57	1.49		
Formicidae	86.82	77.19	91.4	92.1	67.53	93.33	36.84	27.41	83.48	92.3	88.09	77.96	71.26	53.7	81.97	64.55
Insecta larvae	0.28	1.75					1.75	3.22					0.57	1.49		
Insecta undet.	0.28	1.75	0.21	5.26	1.29	6.66	1.75	3.22			0.09	0.56	0.57	1.49		
Arthropoda undet.	0.97	5.26	0.53	13.15			4.38	8.06	0.44	3.84	0.94	5.64	1.72	1.49	0.85	2.53
Gastropoda	2.64	10.53	1.71	42.1			3.5	6.45	0.44	3.84	0.28	1.69	3.44	8.69	3	8.86
Vegetable matter	72.61	73.38	33.51	81.57	62.5	66.66	86.52	74.19	55	34.61	61.84	25.98	73.96	77.6	71.33	60.75
No. of stom./faeces	114		38		15		62		26		177		67		79	
No. of prey	721		931		77		114		224		1058		174		233	
No. of prey/stom.	6.32		24.5		5.13		1.83		8.61		5.97		2.59		2.9	
B	1.32		1.19		2.05		5.25		1.42		1.28		1.91		1.47	
Bs.	0.002		0.06		0.13		0.32		0.04		0.02		0.07		0.04	

Table 8: Diets of *Podarcis tiliguerta* from Corsica, *Podarcis hispanica* from Benidorm and *Podarcis sicula* from Menorca.

Taxa	*Podarcis tiliguerta* Corsica		*Podarcis hispanica* Benidorm		*Podarcis sicula* Menorca	
	%N	%P	%N	%P	%N	%P
Pseudoscorpionida			3.57	13.79		
Araneae	9.2	38.1	3.57	10.34	23.8	58.33
Isopoda	1.15	4.76			11.9	25
Diplopoda					2.38	8.33
Chilopoda					2.38	8.33
Orthoptera	4.6	19.05			2.38	8.33
Dyctioptera	2.3	9.52	2.67	10.34	2.38	8.33
Homoptera	13.79	28.57	4.46	17.24	2.38	8.33
Heteroptera	1.15	4.76	1.78	6.89	4.76	16.67
Diptera	22.99	57.14	6.25	13.79	7.14	25
Lepidoptera	2.3	9.52	1.78	6.89		
Coleoptera	5.75	19.05	1.78	3.44	21.42	58.33
Hymenoptera	4.6	14.29	25.89	31.03		
Formicidae	20.69	47.62	44.64	65.51		
Insecta larvae	8.05	14.29	1.78	6.89	9.52	16.67
Insecta undet.			1.78	6.89	4.76	8.33
Arthropoda undet.	1.15	4.76			4.76	16.67
Gastropoda	1.15	4.76				
Vegetable matter			42.75	13.79	2.38	8.33
No. of stom./faeces	21		29		12	
No. of prey	87		112		42	
No. of prey/stom.	4.14		3.86		3.5	
B	7.2		3.61		7.17	
Bs.	0.44		0.21		0.47	

Table 9: Spearman Rank Correlation analysis of dietary and general characteristics of populations under study. B = trophic niche width, Bs = standardized niche width, FOR = proportion of Formicidae in the diet, NP = number of prey per stomach, %S = proportion of individuals with plant remains, AV = average volume of plant matter, SUR = surface (km^2) of the island, SVL = average snout-vent-length of adult individuals, ALT = maximum altitude of the island (* = $p<0.05$, ** = $p<0.01$).

	B	Bs	FOR	NP	%S	AV	SUR	SVL
B								
Bs	0.83**							
FOR	—0.71**	—0.72**						
NP	—0.38*	—0.52**	0.30*					
%S	—0.37*	—0.16	0.32*	—0.07				
AV	—0.36*	—0.27	0.45*	—0.24	0.59**			
SUR	0.08	0.05	—0.16	—0.10	0.02	—0.08		
SVL	—0.07	—0.02	0.03	—0.17	0.19	0.22	—0.05	
ALT	0.18	0.10	0.01	—0.11	—0.001	—0.04	0.70	—0.11

Valentín Pérez-Mellado, Department of Animal Biology, Universidad de Salamanca, 37071 Salamanca, Spain. — Claudia Corti, Museo di Storia Naturale dell' Universita di Firenze, Sezione di Zoologia „La Specola", Via Romana, 17, I-50125 Firenze, Italy.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3—4	S. 221—224	Bonn, Dezember 1993

Deux nouvelles espèces de Collemboles (Insecta) de Hongrie

György Traser, Jean-Marc Thibaud & Judith Najt

Abstract. Description of two new species of Collembola from Hungary: *Deutonura benzi* sp. n. and *Appendisotoma juliannae* sp. n.

Key words. Collembola, Neanuridae, Isotomidae, new species, Hungary.

Introduction

Dans le cadre d'un travail écologique en cours, entrepris par le premier auteur, de comparaison des peuplements de Collemboles de deux massifs forestiers de Hongrie nous décrivons ici deux espèces nouvelles. Le premier massif forestier est situé dans les environs de Sopron; c'est une forêt mixte de 70 ans, composée de 20 % de *Pinus silvestris*, de 20 % de *Picea excelsa* et de 60 % de *Quercus petrea*. Le deuxième massif est situé au sud dans la Grande Plaine, à une quarantaine de kilomètres à l'ouest de Szeged; c'est une forêt d'environ 80 ans, composée d'une association de *Populus alba* et de *Juniperus*.

Descriptions systématiques

Neanuridae

Deutonura benzi n. sp. (figs 1—2)

Holotype: femelle; paratypes: 8 femelles, 4 mâles et 1 juvénile, in: Universität für Forst- u. Holzwesen, Sopron; paratypes: 3 femelles et 1 mâle, in: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Localité type: Hongrie, Sopron, Soproni-Hegyvidèk, 25-XI-1990, Gy. et Julianna Traser col.

Description: Longueur 0,7 à 0,8 mm (holotype 0,8 mm). Coloration blanche, cornéules pigmentées en bleu. Soies dorsales de 4 types: macrochètes longs, avec des rangées de petites épines parallèles à l'axe; macrochètes courts; microchètes; soies sensorielles. Abdomen VI visible dorsalement. Présence de tubercules et de réticulations.

Pièces buccales réduites, maxille styliforme, mandibule avec 4 dents dont 2 apicales très petites.

2 + 2 cornéules, petites, subégales.

Article antennaire IV représenté dans la figure 2.

Tête (fig. 1) avec 10 tubercules: Cl, Af, 2 Oc, 2 (L + So), 2 (Di + De) et 2 Dl. Tubercules Cl avec 4 soies (G, F), Af avec 7 soies (A, B, C, O), absence de la soie E, (Di + De) avec 4 soies, Dl avec 3 soies, (L + So) avec 9 soies.

Chétotaxie des tergites (fig. 1):

		Di	De	Dl	L
Th.	I	1	2	1	—
	II	3	3	4	3
	III	3	3/4	4	3
Abd.	I	2	3/4	2	3
	II	2	3/4	2	3
	III	2	3	2	3
	IV	2	3	2	6
	V	(2+2)		7	
	VI	7			

Remarquons l'absence, sur le thorax I, des tubercules dorso-internes.

Signalons la présence d'asymétries de plus ou moins une soie, surtout sur De.

Griffes inermes. Tube ventral avec 4 + 4 soies. Reste furcal avec 4 soies.

Discussion: *D. benzi* n. sp. appartient au groupe des espèces à tubercules Cl et Af séparés sur la tête et avec la soie O présente (Deharveng 1979 et 1982). Elle se différencie de toutes les espèces du genre par l'absence des tubercules dorso-internes sur le thorax I, par la présence sur la tête de la soie D libre et l'absence de la soie E.

Derivatio nominis: La nouvelle espèce est dédiée respectueusement au Professeur G. Benz de l'Ecole Polytechnique Fédérale de Zurich.

Isotomidae

Appendisotoma juliannae n. sp. (figs 3—5)

Holotype: mâle et paratype mâle, in: Universität für Forst- u. Holzwesen, Sopron; paratypes: 2 mâles, in: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Localité type: Hongrie, Asotthalom, 4-I-1988, Gy. Traser col.

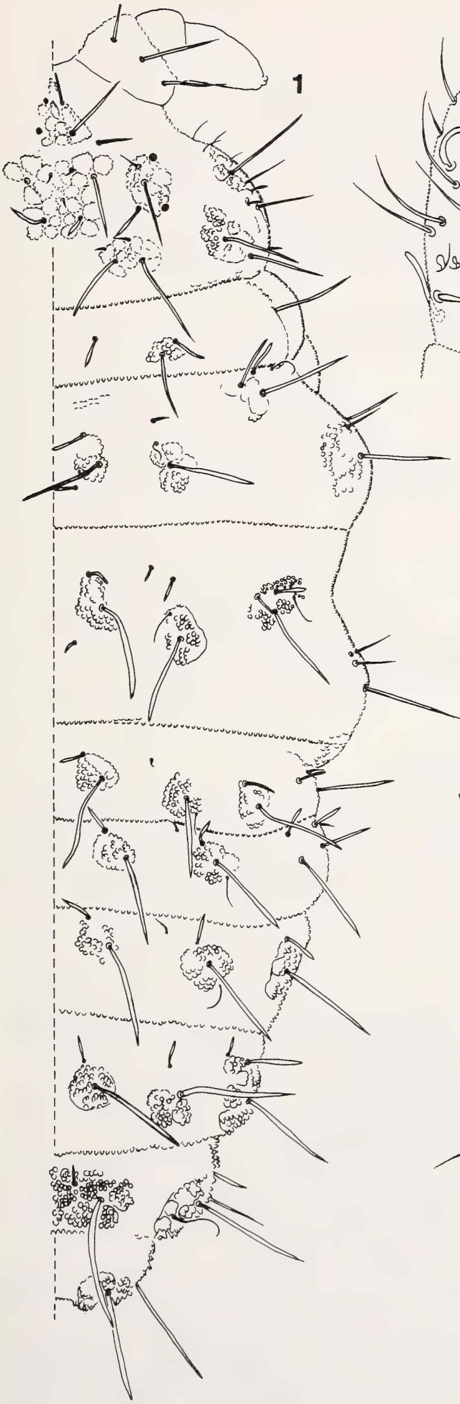
Description: Longueur 0,7 à 0,8 mm (Holotype 0,6 mm). Couleur gris-bleu pâle, légèrement plus foncée sur les aires oculaires. Grains tégumentaires primaires. Habitus de *Proisotoma.*

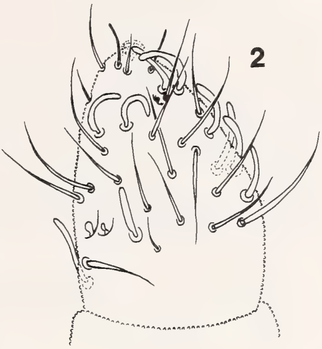
Article antennaire I avec 16—17 soies ordinaires et une courte sensille dorsale. Article antennaire II avec 20—22 soies ordinaires et avec 4 microchètes (2 ventraux et 2 dorsaux). L'organe sensoriel de l'article antennaire III est composé de 2 petites soies sensorielles internes, légèrement coudées dans la même direction, de 2 courtes sensilles de garde et d'une microsensille ventrale. L'apex de l'article antennaire IV porte une «pin seta» et un organite subapical net. Rapports antennaires I: II: III: IV = 1: 1,5: 1,7: 3,3. Rapport diagonale céphalique: longueur antenne = 1.

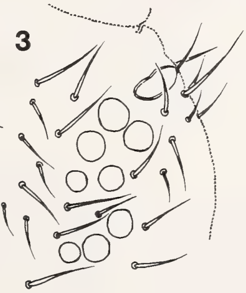
8 + 8 cornéules; les cornéules G et H sont plus petites. Organe postantennaire allongé (fig. 3). Rapport ∅ cornéule A: longueur OPA = 1: 1,45.

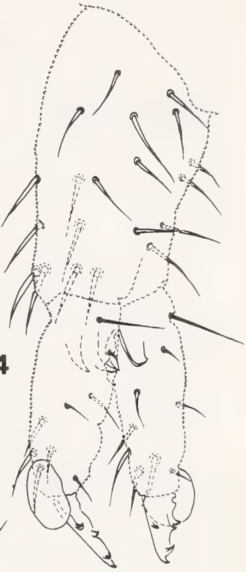
Griffes très proches de celles d'*A. absoloni* Rusek, 1966 avec une dent médiane interne et 1 + 1 dents latérales basales; appendice empodial avec une dent sur la lamelle interne, sans filament apical. Les tibiotarses portent des longues soies non capitées.

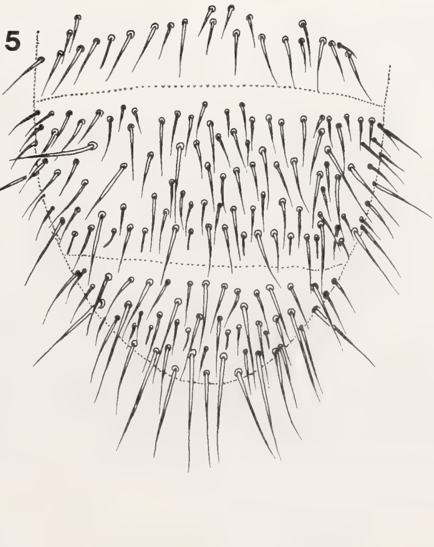
Figs 1—2: *Deutonura benzi* n. sp.: 1) chétotaxie dorsale; 2) articles antennaires III et IV. Figs 3—5: *Appendisotoma juliannae* n. sp.: 3) aire oculaire et organe postantennaire; 4) furca; 5) chétotaxie dorsale des abdomens IV à VI.


1


2


3


4


5

Tube ventral avec 4 + 4 soies distales et 2 + 2 basales (présence d'asymétries des soies basales: 3 + 2 ou 4 + 2). Rétinacle avec 3 + 3 ou 4 + 4 dents et 2 soies sur le corpus. Manubrium avec ventralement 4 + 4 soies épaisses et dorsalement 14 soies plus fines. Face ventrale de la dens avec 4 soies épaisses, face dorsale avec 3 soies et 2 autres en position latérale. Présence d'un vésicule apicale, caractéristique du genre, sur la dens. Mucron avec 4 ou 5 dents, sans soie mucronale (fig. 4). Rapport manubrium: dens: mucron = 3,8: 2: 1.

Abdomen V et VI soudés. La chétotaxie de trois derniers tergites abdominaux est représentée dans la figure 5. Remarquons la présence sur la rangée postérieure de 8 soies sensorielles sur l'abdomen IV et de 4 sur l'abdomen V.

Discussion: Dans le groupe des espèces holarctiques avec moins de 10 soies ventrales à la dens et un appendice empodial avec une dent sur la lamelle interne, *A. juliannae* n. sp. est proche de *A. absoloni* Rusek, 1966. Elle s'en différencie par les chétotaxies ventrales du manubrium et de la dens (*A. absoloni*: 5 + 5 soies; 6 soies), ainsi que par le nombre de dents au mucron (*A. absoloni*: 3 dents).

Derivatio nominis: La nouvelle espèce est dédiée tendrement à la fille du premier auteur.

Proisotoma franzi Haybach, 1962

Matériel étudié: 5 exemplaires sur lames et nombreux exemplaires dans l'alcool.

Localité: Hongrie, Asotthalom, 4-I-1988 et 5-IV-1990, Gy. Traser col.

Remarque: Cette espèce, décrite des environs de Vienne en Autriche, est citée pour la première fois en Hongrie.

Zusammenfassung

Diese Arbeit beschreibt zwei neue Collembolenarten, die in Ungarn gefunden wurden. *Deutonura benzi* sp. n. gehört zu der Gruppe mit den getrennten Höckern Cl. und Af. auf dem Kopf und mit der Seta O. Die Seta E fehlt, D steht frei. *Appendisotoma juliannae* sp. n. steht nahe *A. absoloni* Rusek, 1966. Sie unterscheidet sich aber von dieser durch die ventrale Chaetotaxie am Manubrium und Dens.

References

Deharveng, L. (1979): Contribution à la connaissance des Collemboles Neanurinae de France et de la Péninsule Ibérique. — Trav. Lab. Ecobiol. Arthro. édadph., Toulouse 1: 1—61.

Deharveng, L. (1982): Clé de détermination des genres de Neanurinae (Collemboles) d'Europe et de la région méditerranéenne avec description de deux nouveaux genres. — Trav. Lab. Ecobiol. Arthro. édaph., Toulouse 3: 7—13.

Haybach, G. (1962): Zwei neue Collembolenarten aus Österreich. — Verh. zool.-bot. Ges. 101: 94—97.

Rusek, J. (1966): Einige Collembolen-Arten aus der Tschechoslowakei. — Acta soc. zool. Bohemoslov. 30: 54—64.

Gy. Traser, Universität für Forst- u. Holzwesen, Sopron, Lehrstuhl für Forstschutz, H-9401 Sopron, Pf.: 132, Ungarn. — J.-M. Thibaud et J. Najt, Laboratoire d'Entomologie du MNHN et URA 689 du CNRS, 45, rue Buffon, F-75005 Paris, France.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3—4	S. 225—240	Bonn, Dezember 1993

Beitrag zur Taxonomie und Systematik des *Gnophos poggearia* Lederer, 1855 Verwandtschaftskreises (Lepidoptera: Geometridae, Ennominae)

Axel Hausmann

Abstract. In this paper two new genera are described: *Stueningia* n. gen. with the type species *Gnophos poggearia* Lederer, 1855, and *Ortaliella* n. gen., type species *Gnophos palaestinensis* Calberla, 1891. "*Ecdonia*" *stonei* Hausmann, 1991, and *Gnophos gruneraria* Staudinger, 1862, are transferred to the genus *Ortaliella* n. gen. The generic name *Ecdonia* (Hausmann 1991) has to be deleted as an incorrect subsequent spelling for *Ecodonia* Wehrli, 1953. *Neognopharmia* Wehrli, 1951, formerly treated as subgenus of *Gnopharmia* Staudinger, 1892, is raised to generic rank. One species and two subspecies are described: *Stueningia wolfi* n. sp. from Southern Anatolia (Turkey), *S. poggearia meyi* n. subsp. from NE Israel, SW Syria and E Lebanon, and *S. wolfi taurica* n. subsp. from the Taurus mountains.

Key words. Lepidoptera, Geometridae, Ennominae, *Ortaliella* n. gen., *Stueningia* n. gen., *S. wolfi* n. sp., *S. poggearia meyi* n. subsp., *S. wolfi taurica* n. subsp., Turkey, Middle East, genitalia structure, taxonomy, systematics.

Einleitung

Wehrli (1953: 625) stellte ans Ende seiner Bearbeitung und Neugliederung der Gattung *Gnophos* (s.l.) eine Reihe von Arten, die sich nicht in das von ihm verwendete System einreihen ließen, darunter auch „*Gnophos*" *palaestinensis* Calberla, 1891. Er wies bereits ausdrücklich darauf hin, daß diese Art wegen des Vorhandenseins einer Fovea (Basalgrube des Vorderflügels) nicht in der Gattung *Gnophos* (s.l.) verbleiben könne.

In einer unlängst publizierten Liste von Geometriden aus Jordanien (Hausmann 1991) wurden sowohl *palaestinensis* als auch das dort neu beschriebene Taxon *stonei* wegen einer irreführenden Gattungsbezeichnung Wehrlis (1953, Kopfzeile) in die Gattung *Ecodonia* Wehrli gestellt (und durch einen Übertragungsfehler dann überdies noch als „*Ecdonia*" veröffentlicht). Auf diese Zusammenhänge sowie auf die nähere Verwandtschaft der beiden erwähnten Arten mit „*Gnophos*" *gruneraria* Staudinger einerseits und „*Gnophos*" *poggearia* Lederer andererseits wurde ich freundlicherweise von D. Stüning, Bonn, aufmerksam gemacht.

Die eingehende Untersuchung der oben umrissenen Artengruppe zeigte, daß sowohl für die Taxa *palaestinensis/gruneraria/stonei* als auch für *poggearia* und eine zweite, im folgenden neu beschriebene Art die Aufstellung je einer neuen Gattung notwendig ist. Die Einreihung in das bestehende System der Geometriden kann noch nicht als gesichert gelten, jedoch weisen typische Merkmale auf die Zugehörigkeit zur Tribus Semiothisini hin.

In dieser Arbeit verwendete Abkürzungen: ZSM = coll. Zoologische Staatssammlung München; ZFMK = coll. Zoologisches Forschungsinstitut u. Museum Alexander Koenig, Bonn.

Systematischer Teil

Ortaliella n. gen.

Typusart: *Gnophos palaestinensis* Calberla, 1891. Iris IV: 51—52.
Diagnose: Fühler beim Männchen nur sehr kurz bewimpert: Wimpern ca. ⅕ der Geißelbreite erreichend. Hintertibien beim ♂ und beim ♀ mit 4 Sporen. Bei ähnlicher Flügelspannweite (z. B. *O. stonei*) Tibien und Tarsen viel länger als bei der Gattung *Stueningia* n. gen. (s. u.).

Uncus basal sehr breit und stark chitinisiert, in etwa ähnlich den Verhältnissen bei *Tephrina* Guenée, [1845] 1844, oder *Rhoptria* Guenée, 1857. Der Uncus ist zweispitzig, bei *O. gruneraria* ist dieses Merkmal lediglich angedeutet. Gnathos recht tief an der Uncusbasis liegend. Valvula (ventrales Valvenblatt) und Sacculus stark chitinisiert, eng am Costalteil der Valve anliegend. Processus der Valvula und Sacculus einander genähert, der Valvulafortsatz viel kleiner als bei *Stueningia* n. gen. Valvula nur bis ca. zur Hälfte des Costalteils reichend. Costalteil an der Innenkante verstärkt chitinisiert. Im Aedoeagus mehrere freie Cornuti. Keine Sonderbildungen des 8. Sternits (Oktavals).

Papillae anales, Apophyses und 8. Tergit im weiblichen Genital extrem lang. Durch diese Merkmale sowie durch die Längsstreifung der Papillae anales recht ähnlich den Weibchen der Gattung *Selidosema* Hübner, [1823] 1816. Bursa wenig chitinisiert. Die seitliche Chitinisierung am caudalen Ende des Ductus bursae mit granulatartigen Chitinstrukturen besetzt, darin eine gewisse Verwandtschaft mit *Stueningia poggearia* (s. u.) verratend.

Zu Ehren von Herrn Dr. R. Ortal, Jerusalem, für dessen vielfältige Unterstützung des Autors beim Studium der Geometriden des Nahen Ostens.

Die Arten der Gattung *Ortaliella* n. gen.

Ortaliella palaestinensis (Calberla, 1891), comb. n. (Abb. 5)

Gnophos palaestinensis Calberla, 1891. Loc. typ.: „Palästina zwischen Jerusalem, Jericho und Nazareth"
Ecdonia palaestinensis Hausmann, 1991: 143 (inkorrekte sekundäre Schreibweise von *Ecodonia* Wehrli, 1951)

Verbreitung: Israel, Jordanien.
Flugzeit: Ende März bis Anfang Juni.
Vorliegendes Material: 32 Expl. (♂, ♀) aus Israel (coll. ZSM, coll. Tel Aviv University, coll. University Haifa/Oranim), 39 Expl. (♂, ♀) aus Jordanien (coll. Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe).
Habitus: Flügeloberseite gelb, bisweilen oliv überflogen. Selten treten ockerfarbene Falter auf. Mittelpunkt auf den Vorderflügeln deutlich ausgeprägt, auf den Hinterflügeln kleiner, aber dennoch meist sichtbar. Die hellbraune Postmediane auf allen Flügeln deutlich, nach innen hin unscharf begrenzt. Bei ockerfarbenen Faltern sind die braunen Zeichnungselemente bisweilen recht dunkel. Antemediane des Vorderflügels meist deutlich ausgeprägt, in der Mitte der Costa ein Vorderrandfleck. Saum-

feld aller Flügel nur sehr selten verdunkelt. Stirn hell ockerfarben mit eingestreuten hellbraunen Schuppen. Fühler oberseits bis zur Hälfte der Fühlerlänge mit abwechselnd braunen und ockerfarbenen Schuppen.
Spannweite: ♂ 34,3 mm (32–38); ♀ 34,4 mm (33–36).
Im männlichen Genital (Abb. 12) die distale Cornutusreihe vollständig zu einem einzigen Cornutus verschmolzen. Letzterer bisweilen mit einer Nebenspitze. Basalreihe aus ca. 7 Cornuti bestehend. Uncus zweispitzig.
Genitalapparat des ♀ (Abb. 17): Papillae anales (1,0 mm), Apophysen (3,8 bzw. 2,3 mm) und 8. Tergit (1,8 mm) sehr lang, jedoch nicht so extrem wie bei *O. gruneraria.*

Ortaliella stonei (Hausmann, 1991), comb. n. (Abb. 6)

Ecdonia stonei Hausmann, 1991 (inkorrekte sekundäre Schreibweise von *Ecodonia* Wehrli, 1951). Mitt. Münch. Ent. Ges. 81, 143, gen.fig. 61, fig. 191. Loc. typ.: Z. Jordanien, Petra

Verbreitung: Jordanien.
Flugzeit: Ende April (Holotypus).
Vorliegendes Material: ♂, Holotypus, Z. Jordanien, Petra, 21.IV.1969, coll. Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe.
Habitus: Flügeloberseite sehr hell ockerfarben. Mittelpunkt auf den Vorderflügeln schwach ausgeprägt, auf den Hinterflügeln fehlend. Auf allen Flügeln Ante- und Postmediane fehlend, das Saumfeld dagegen deutlich verdunkelt. Stirn einfarbig schokoladebraun mit einem Ton ins Dunkelviolette. Fühler oberseits durchgehend schwarz bis zur Hälfte der Fühlerlänge.
Spannweite: ♂ 29 mm.
Im männlichen Genital im Aedoeagus die distale Cornutusreihe aus vier fast freien, nur basal verschmolzenen Stacheln bestehend. Basalreihe mit drei kleinen Cornuti. Uncus zweispitzig.
Weibchen unbekannt.

Ortaliella gruneraria (Staudinger, 1862), comb. n. (Abb. 7)

Gnophos gruneraria Staudinger, 1862. Stett.e.Z. 1862, p. 266. Loc. typ.: Taygetos, Peloponnes (1♂ 4♀)

Verbreitung: Zentrales und südliches Griechenland. N. Keil (Dachau) fing die Art bei Delphi (Parnaß).
Flugzeit: Ende Juni (Originalbeschreibung): dem Verfasser liegen auch Tiere vor, die Anfang Juni (2♂ 1♀, coll. ZFMK und ZSM) und Mitte Mai (1♀, coll. N. Keil, Dachau) gefangen wurden.
Habitus: Flügeloberseite graubraun, gleichmäßig mit dunkelbraunen Schuppen übersät. Mittelpunkt auf den Vorderflügeln deutlich, auf den Hinterflügeln ziemlich schwach ausgeprägt. Die braune Postmediane auf allen Flügeln meist deutlich, auch nach innen hin relativ scharf begrenzt. Antemediane des Vorderflügels fehlend, der Vorderrandfleck in der Mitte der Costa meist fehlend. Im Saumfeld aller Flügel eine Intensivierung der braunen Färbungsanteile, hier nur noch wenige graue Schuppen. Stirn braun, zu den Palpen hin stark aufgehellt. Fühler ähnlich denen von *O. palaestinensis.*

Spannweite: ♂ 33 mm (33–34); ♀ 40 mm (Originalbeschreibung: „33–40 mm").
Genitalapparat des ♂ (Abb. 13): Aedoeagus mit 2 Reihen freier, recht kleiner Cornuti. Cornuti der inneren Reihe zweispitzig, ineinander verzahnt. Uncus nur andeutungsweise zweispitzig.
Genitalapparat des ♀ (Abb. 18): Signum sehr ähnlich dem von *Sthanelia tibiaria* Rambur, 1829, eine Parallele, die angesichts der sonstigen starken Verschiedenheit eher an eine Analogie denken läßt. Ostium bursae und die ringförmige Chitinisierung um den beginnenden Ductus bursae herum (Lamellae ante- und postvaginalis) an die Genitalien von *Gnopharmia*-Weibchen erinnernd. Papillae anales (1,7 mm), Apophysen (4,65 bzw. 3,5 mm) und 8. Tergit (2,0 mm) stark verlängert. Apophysen sehr breit (ca. 0,10 mm).
Bemerkungen: Wehrli (1953: 574) läßt die generische Zugehörigkeit dieser Art mit der Bemerkung „Die anatomische Untersuchung der *gruneraria* steht noch aus." offen. Die Aedoeagus-Bedornung läßt sich gut mit den Cornuti der *Rhoptria*-Arten homologisieren. Ausgehend vom offenbar plesiomorphen Zustand zweier Cornutusreihen bei *Rhoptria* und *O. gruneraria* zeigen sich innerhalb der Gattung *Ortaliella* Tendenzen zur Verschmelzung der distalen Cornutusreihe (v. a. bei *O. palaestinensis*). Die Vermutung, daß es sich bei *O. gruneraria* um die stammesgeschichtlich älteste Art der Gattung handeln könne, wird auch durch den im Vergleich mit den anderen Arten der Gattung stärker zugespitzten Uncus gestützt, welcher ebenfalls den Verhältnissen bei *Rhoptria* näherkommt. Phylogenetisch ist daher eine Entwicklungsreihe ausgehend von *Rhoptria* (lange freie Cornuti) über *Ortaliella* n. gen. (kleine Cornuti, Tendenz zur Verschmelzung) nach *Stueningia* n. gen. (nur noch ein großer Cornutus) vorstellbar.

Stueningia n. gen.

Typusart: *Gnophos poggearia* Lederer, 1855. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 1855: 212.
Diagnose: Morphologie der Fühler, der Tibien und der Tarsen wie bei *Ortaliella* n. gen., Tibien und Tarsen allerdings in Relation zur Größe des Falters kürzer. Typisch für die männlichen Kopulationsorgane dieser Gattung ist der in eine schmale lange Spitze ausgezogene Uncus. Gnathos stark chitinisiert, vor dem Uncus hochgezogen. Valvula („Sakkulus" sensu Wehrli) stark chitinisiert, großflächig, bis ca. ¾ des Costalteiles der Valve reichend. Nur ein sehr großer Cornutus. Keine Oktavals. Im weiblichen Genital Ovipositor, Apophysen und 8. Sternit vergleichsweise kurz. Signum klein bzw. fehlend.

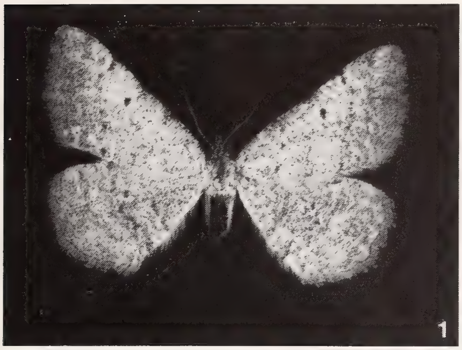
Herrn Dr. D. Stüning, Bonn, gewidmet für die uneigennützige Weitergabe seiner unpublizierten Ergebnisse über die Taxonomie der hier behandelten Artengruppe.

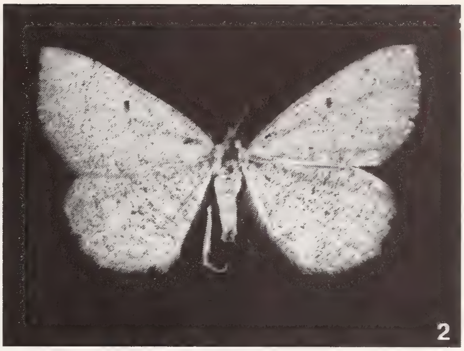
Die Arten der Gattung *Stueningia* n. gen.

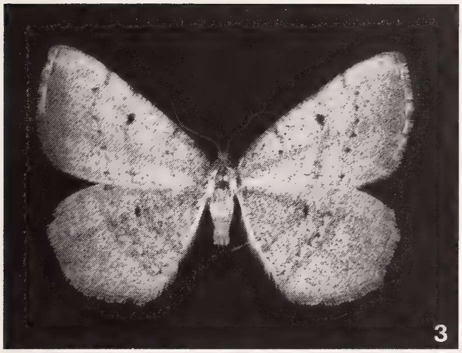
Stueningia poggearia (Lederer, 1855), comb. n. (Abb. 3)

Gnophos poggearia Lederer, 1855. Loc. typ.: Beirut
Rhoptria poggearia Wehrli, 1953: 564

Verbreitung: Libanon, NW Israel?
Vorliegendes Material: 6 ♂ 4 ♀ Beirut; 1 ♀ Tabarja Beach, 1.–9. VI. 1969 (20 km nördl. Beirut); 1 ♂ Libanongebirge oberh. Faitroun, 10. VI. 1969 (25 km







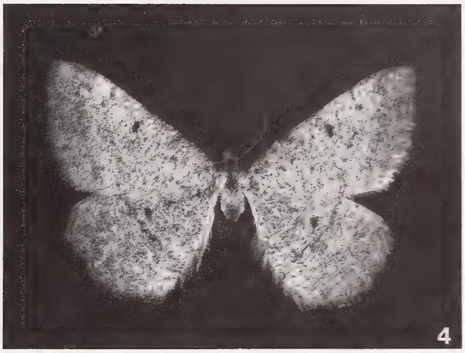


Abb. 1: *Stueningia wolfi* n. sp., ♂, Karapinar (Holotypus), coll. ZSM, Spannweite 27 mm. — Abb. 2: *Stueningia wolfi taurica* n. subsp., ♂, Marasch (Holotypus), coll. ZSM, Spannweite 28 mm. — Abb. 3: *Stueningia poggearia* (Lederer, 1855), ♂, Beirut, coll. ZFMK, Spannweite 29 mm. — Abb. 4: *Stueningia poggearia meyi* n. subsp., ♂, 25 km W Damaskus (Holotypus), coll. ZSM, Spannweite 28 mm.

nordöstl. Beirut); 1 ♂ Haifa; 2 ♂ 2 ♀ „Syria"; zu dieser Art gehört vermutlich ein weiteres ♂ aus der Sammlung Oberthür (ZFMK), mit „Spanien, Andalusien" (patria false!) bezettelt.

Habitus: Flügeloberseite ockerfarben, mehr ins Bräunliche gehend als bei den übrigen Taxa der Gattung, schwarze Überrieselung vergleichsweise schwach, im Saumfeld oft verdunkelt, Postmediane meist deutlich, bezüglich dieses Merkmals jedoch mit einer gewissen Variabilität. Stirn meist hellbraun, lediglich bei dem Exemplar aus Haifa dunkelbraun ähnlich der im folgenden beschriebenen Unterart.

Spannweite: ♂ 26,9 mm (23—31); ♀ 28,1 mm (25—30). Größenvariabilität beträchtlich, dabei entweder sehr klein oder recht groß. Intermediäre Tiere selten. Genitaliter lassen sich jedoch keine zu diesen Größenunterschieden korrelierten Differenzen auffinden. Das israelische Tier (Haifa) mißt 29 mm.

Genitalapparat des ♂ (Abb. 8): Uncus relativ kurz (ca. 0,20 mm), Gnathos breit (m = 0,12 mm; 0,10—0,15). Valvulafortsatz einspitzig, diese Spitze länger und breiter als bei den anderen Taxa der Gattung; Costalteil der Valve kürzer und breiter; im subapikalen Bereich der Costa meist nach vorne geknickt. Cornutus viel kürzer (m

= 0,62 mm; 0,57—0,72) als bei den drei anderen hier beschriebenen Taxa. Meist nur eine Längshälfte des Cornutus stark chitinisiert.
Genitalapparat des ♀ (Abb. 14): Bursa copulatrix schmal und langgestreckt, die seitliche Chitinisierung an der „oberen Bursahälfte" (dem Ductus Bursae der Gattung *Ortaliella* n. gen. wohl homolog) wie bei *Ortaliella* n. gen. mit granulatartigen Chitinstrukturen besetzt, vielleicht ein plesiomorphes Merkmal. Die seitlich am Ostium bursae hochgezogenen Chitinplatten der Lamella antevaginalis mit ca. 6 deutlich vorspringenden Dornen, Basalteil der der Vaginalplatte relativ wenig gefurcht.

Der intermediäre Charakter des Exemplars aus Haifa veranlaßt mich, das im folgenden zu beschreibende Taxon vorläufig als subspezifisch anzusehen.

Stueningia poggearia meyi n. subsp. (Abb. 4)

Holotypus: ♂, Syria, 25 km W Damaskus, 2.—3. VI. 61, leg. Kasy & Vartian, coll. ZSM, G. prp. G 5225.
Paratypen: ♂, id., 15.—16. V. 61, leg. Kasy & Vartian, coll. Eitschberger Marktleuthen; ♂, id., 17.—18. V. 1961 (handschriftlich überschrieben zu „24. VIII.", ex errore?), leg. Kasy & Vartian, coll. Eitschberger Marktleuthen; ♂, N. Israel, Sede Nehamya, Anfang Mai, leg. Shoham, coll. Bet Ussishkin Mus., Israel; ♂, O. Libanon, Djezin, coll. ZFMK.
Verbreitung: SW. Syrien, NO. Israel, O. Libanon.
Habitus: Deutlich verschieden von *S. poggearia*: Grundfarbe hellgrau, mit dunklen Schuppen stark überrieselt (also eher *S. wolfi* n. sp. ähnlich). Stirn sehr dunkel graubraun, zu den Palpen hin ein wenig aufgehellt; beim israelischen Exemplar die Stirn schokoladebraun.
Spannweite: ♂ 27,8 mm (27—29).
Genitalapparat (Abb. 9): Uncus relativ kurz (ca. 0,20 mm), Gnathos schmaler als bei *S. poggearia* (0,07—0,08 mm). Valvulaprocessus einspitzig, die Spitze kürzer und schmaler als bei der Nominatrasse (bei den westsyrischen Tieren noch deutlicher als beim abgebildeten Genitalapparat des israelischen Falters). Costalteil der Valve im Gegensatz zur typischen *S. poggearia* lang und schmal; an der Costa nicht oder nur schwach nach vorne geknickt. Cornutus länger (0,78—0,85 mm), Aedoeagus schlanker (lediglich bei dem Exemplar aus Djezin, O. Libanon der Nominat-Unterart etwas ähnlicher).

Weibchen unbekannt.

Es ist nicht auszuschließen, daß sich *S. p. meyi* n. subsp. bei Bekanntwerden weiterer Stücke (v. a. ♀) noch als eigene Art herausstellt.

Zu Ehren von Herrn Dr. W. Mey, Zoologisches Museum an der Humboldt-Universität zu Berlin, für die vielfache freundliche Materialausleihe.

Stueningia wolfi n. sp. (Abb. 1)

Holotypus: ♂, Türkei, S. Anatolien, Karapinar, 995 m, 12. VI. 69, leg. G. Friedel, coll. ZSM, G. prp. 4885.
Paratypen: 2 ♂, 1 ♀, id., 12. VI. 69, leg. G. Friedel, coll. ZSM; 2 ♂, id., 15.—17. VI. 69, leg. G. Friedel, coll. ZSM; ♂, „Anatolia", „1886", coll. ZFMK (Etikett

handschriftlich O. Staudinger sen.); ♀, Ivriz/Eregli, 1200 m, 14. VI. 69, leg. G. Friedel, coll. ZSM; 2 ♀, Ivriz/Eregli, 1400 m, 30. V. 1989 e. l., leg. Dr. B. Nippe, coll. N. Keil, Dachau; 5 ♂, 3 ♀, S. Türkei, Antalya, Umg. Topraktepe, Haydar Dagi, 500 m, 2. VI. 1974, leg. Groß, coll. Eitschberger, Marktleuthen; 3 ♂, 1 ♀, Türkei, Antalya, b. Akseki, 500 m, 2. VI. 1974, leg. M. Forst, coll. ZFMK; ♂, Türkei, Toros Dag, Silifke, 3. VI. 1982, leg. A. Flunger, coll. P. Schaider, München; ♀, Türkei, Toros Dag, Umg. Siraköy, 1. VI. 1982, leg. A. Flunger, coll. P. Schaider; ♀, Türkei, Alanya, 25. V. 1975, leg. E. Schmidt, coll. P. Schaider.

Verbreitung: Südliches Anatolien, südlicher und westlicher Taurus.
Habitus: Grundfärbung hellgrau, stark mit dunkelgrauen Schuppen überrieselt. Mittelpunkt auf den Vorderflügeln bisweilen besonders deutlich hervortretend. Stirn sehr dunkel grau, lediglich zu den Palpen hin etwas aufgehellt. Bei den Exemplaren aus dem westlichen Taurus ist die dunkle Überrieselung nicht so stark ausgeprägt; die Postmediane verläuft an der Vorderflügelcosta gerader, während sich dort bei den übrigen Tieren ein deutlicher Knick befindet.

Spannweite: ♂ 25,5 mm (23—28); ♀ 26,9 mm (26—28). Im Vergleich mit den anderen Taxa der Gattung *Stueningia* n. gen. auffallend klein. Im südlichen und westlichen Taurus durchschnittlich etwas größer als am Typenfundort in Karapinar.
Genitalapparat des ♂ (Abb. 10): Männliches Genital insgesamt kleiner als das von *S. poggearia*. Uncus kürzer als bei *S. wolfi taurica* n. subsp. (ca. 0,20 mm), Gnathos schmal (m = 0,08 mm; 0,07—0,10 mm). Valvulaprocessus zweispitzig. Costalteil der Valve meist sehr schmal und lang. Cornutus groß (m = 0,96 mm; 0,90—1,02 mm), vollständig chitinisiert, in der Regel etwas schmaler als bei *S. wolfi taurica* n. subsp., seine Spitze meist länger ausgezogen, die Form der Cornutus-Basis mehr rundlich und symmetrisch. Der basale Ansatz des Cornutus ist bei *S. wolfi* n. sp. und *S. wolfi taurica* n. subsp. insgesamt viel breiter und schwächer chitinisiert als bei *S. poggearia* und *S. p. meyi* n. subsp.
Genitalapparat des ♀ (Abb. 15): Bursa breit, die Chitinisierung der „oberen Bursahälfte" (siehe Bemerkungen zu *S. poggearia*) ohne granulatartige Strukturen flächig chitinisiert, großflächig fast die gesamte „obere Bursahälfte" bedeckend. Lamella postvaginalis stark chitinisiert mit relativ deutlicher Einbuchtung in der Mitte. Die seitlich am Ostium bursae hochgezogenen Chitinplatten der Lamella antevaginalis ohne deutlich vorspringende Dornen, Basalteil der Vaginalplatte deutlich gefurcht.

Die Exemplare aus dem westlichen und südlichen Taurus gehören genitaliter wegen des zweispitzigen Valvulafortsatzes (n = 6 Präparate) und der großflächigen Bursachitinisierung zu *S. wolfi* n. sp. Lediglich der Uncus ist hier etwas länger (ca. 0,25 mm). Ein Männchen aus Antalya hebt sich durch die etwas hellere Flügelfärbung und einen costalen Knick der Postmedianen von den anderen westtaurischen Tieren ab. Es zeichnet sich genitaliter durch die Einspitzigkeit des Valvulaprocessus aus. Bei einem anderen untersuchten Männchen trifft diese Besonderheit nur auf eine der beiden Valven zu. Dies könnte einen Hinweis auf eine erhöhte Instabilität des betreffenden Merkmals in den genannten Populationen darstellen. Zwei dem Verfasser vorliegende Weibchen aus dem Taurus in der Umgebung von Mersin fallen durch die Größe (29 und 34 mm) sowie durch das auffällig verdunkelte Saumfeld auf. Die

Genitalien ähneln eher der im folgenden beschriebenen Unterart, lassen sich aber auch dieser nicht eindeutig zuordnen. Es könnte sich hier um Exemplare aus einer Hybridisierungszone handeln, weswegen den Marasch-Tieren vorläufig nur der Rang einer Unterart zugesprochen werden soll.

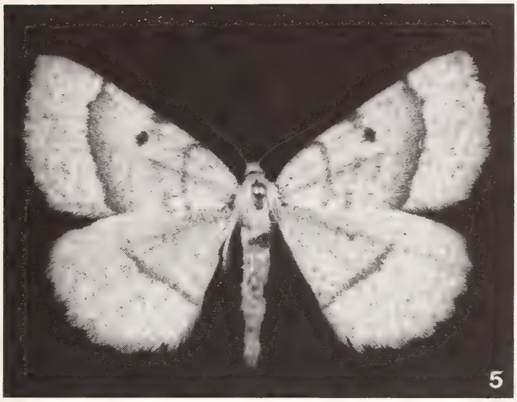
Zu Ehren von Herrn W. Wolf, Bindlach, für die freundliche Zusammenarbeit und Materialausleihe.

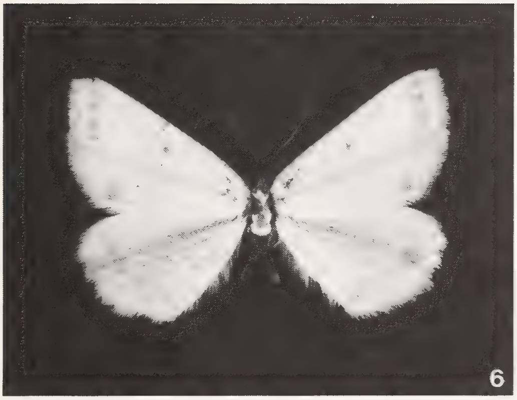
Stueningia wolfi taurica n. subsp. (Abb. 2)

Holotypus: ♂, Taurus Marasch, V. 31, leg. Einh. Sml., coll. ZSM, G. prp. 6175.
Paratypen: 2 ♀, id., 21. VI. 29, leg. Einh. Sml., coll. ZSM; ♀, id., V. 31, leg. Einh. Sml., coll. ZSM; ♂, id., 22. V. 28, leg. E. Pfeiffer, coll. ZSM; ♂, id., VI. 31, leg. Einh. Sml., coll. ZFMK; ♂ ♀, id., VII. 30, leg. Einh. Sml., coll. ZFMK; ♂ ♀ id., 1.—15. VI. 29, leg. E. Pfeiffer, coll. ZFMK; ♂ id., 3. VI. 29, leg. E. Pfeiffer, coll. ZFMK; ♂ id., VI. 30, leg. Einh. Sml., coll. ZFMK; ♂ ♀, „Taurus", leg. M. Korb, coll. ZSM;
Verbreitung: Taurus: Marasch.
Habitus: Färbung der Flügeloberseite hellbeige, viel heller als bei den anderen Taxa der Gattung, insbesondere der Nominatrasse. Postmediane oft erloschen. Stirn hellbraun, zu den Palpen hin etwas aufgehellt.
Spannweite: ♂ 28,1 mm (27—29); ♀ 30,7 mm (28—34). Größenvariabilität relativ gering. Unter den Taxa der Gattung *Stueningia* n. gen. dasjenige mit der größten Flügelspannweite. Hierbei wenig Überlappung mit der geographisch recht nah benachbarten *S. wolfi* n. sp.
Genitalapparat des ♂ (Abb. 11): Uncus im Genital des ♂ länger als bei den übrigen Taxa (ca. 0,28 mm), Gnathos ca. 0,10 mm breit. Valvulaprocessus einspitzig; hierin ähnlich der *S. poggearia*, der Fortsatz jedoch basal breiter angelegt. Costalteil der Valve vergleichsweise lang, etwas breiter als bei *S. wolfi* n. sp. Cornutus groß (0,95—1.05 mm), Art der Chitinisierung ähnlich der Nominatrasse. Der basale Ansatz des Cornutus länger und oft gekrümmt.
Im weiblichen Genital (Abb. 16) Bursa breit, die Chitinisierung an der „oberen Bursahälfte" (siehe Bemerkungen zu *S. poggearia*) ohne granulatartige Strukturen

Tabelle 1: Tabelle einiger wichtiger Differentialmerkmale der Arten der Gattung *Stueningia* n. gen. (siehe auch Text).

	S. wolfi n. sp.	*S. wolfi taurica* n. subsp.	*S. poggearia*	*S. poggearia meyi* n. subsp.
Habitus	mit vielen dunklen Schuppen übersät	hell, Postmediane meist erloschen	bräunlich, Postmediane meist deutlich	mit vielen dunklen Schuppen übersät
Uncus	kurz	lang	kurz	kurz
Gnathos	schmal	mittelbreit	breit	mittelbreit
Valvulaprocessus	zweispitzig	einspitzig	einspitzig	einspitzig
Cornutus	groß	groß	klein	mittelgroß
Bursa	breit	breit	schmal, länglich	?
Chitinisierung der Bursa	großflächig	bandartig	wenig, nur seitlich	?


5


6

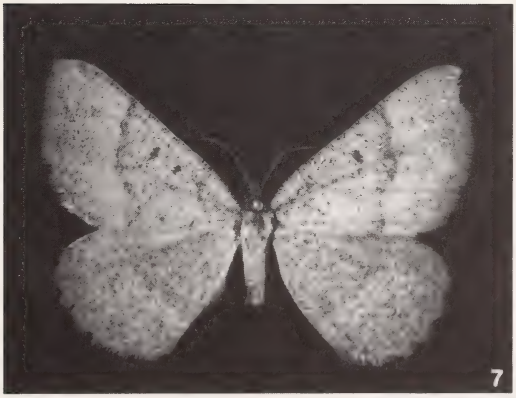
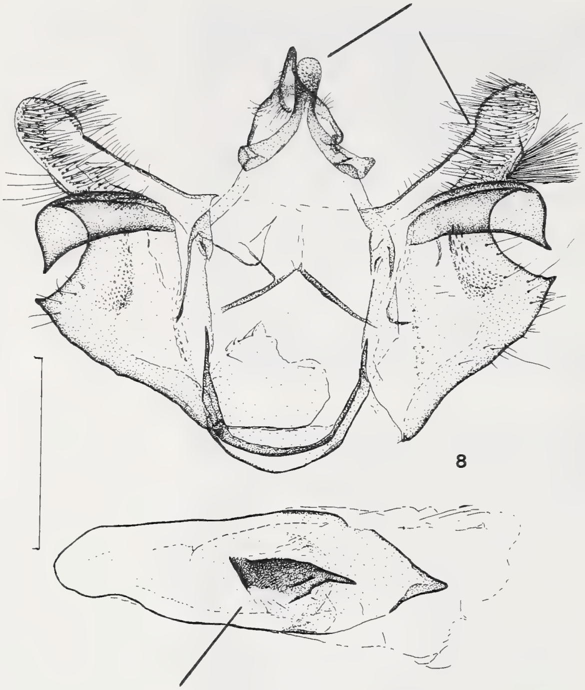

7

Abb. 5: *Ortaliella palaestinensis* (Calberla, 1891), ♂, Palästina, coll. ZSM, Spannweite 35 mm. — Abb. 6: *Ortaliella stonei* (Hausmann, 1991), ♂, Petra (Holotypus), coll. Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Spannweite 29 mm. — Abb. 7: *Ortaliella gruneraria* (Staudinger, 1862), ♂, Sparti, coll. ZFMK, Spannweite 33 mm.


8

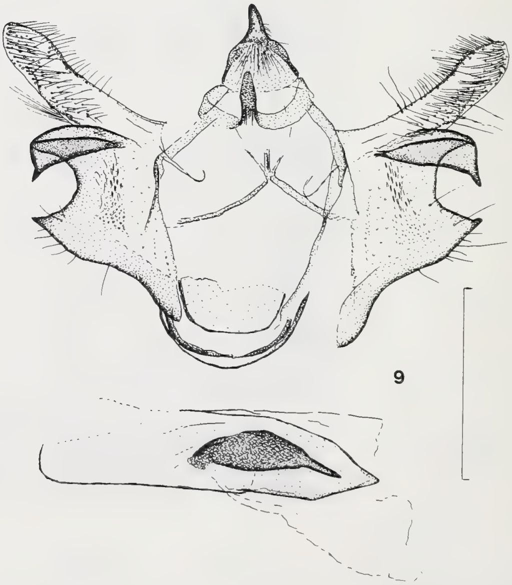
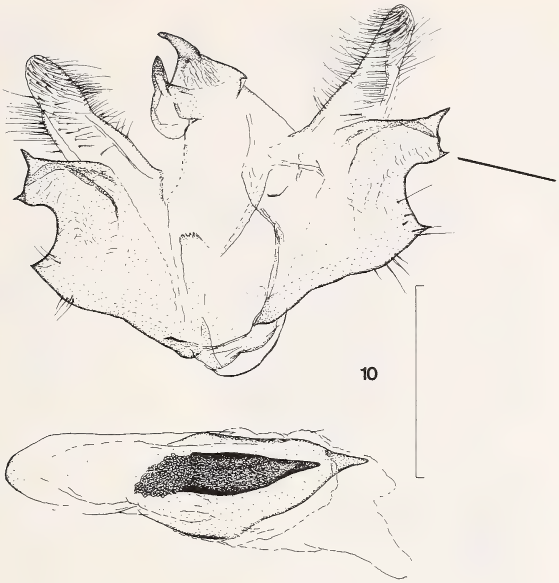
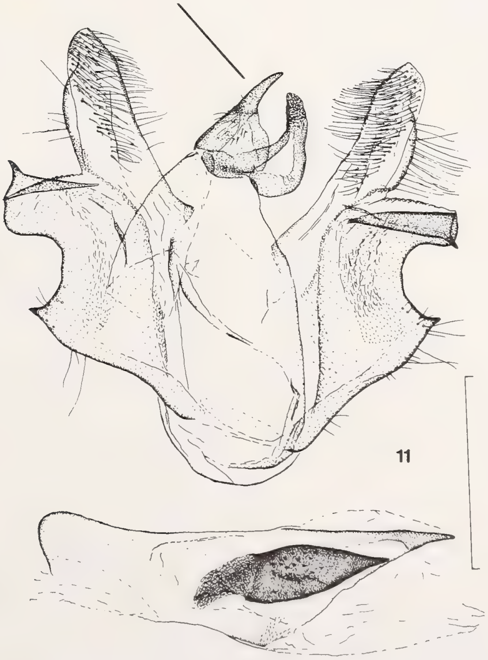

9

Abb. 8: *Stueningia poggearia* (Lederer, 1855), ♂ Genitalien (G. prp. Hausm. 7423). — Abb. 9: *Stueningia poggearia meyi* n. subsp., Paratypus (N. Israel), ♂ Genitalien (G. prp. G 5113), Skalen entsprechen 1 mm.

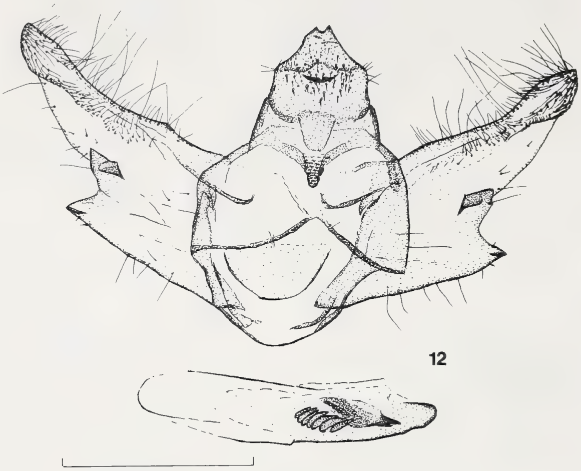


10

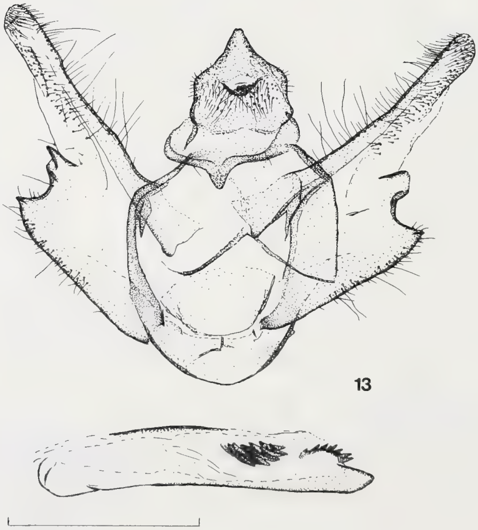


11

Abb. 10: *Stueningia wolfi* n. sp., Paratypus, ♂ Genitalien (G. prp. 5218). — Abb. 11: *Stueningia wolfi taurica* n. subsp., Paratypus, ♂ Genitalien (G. prp. 5180), Skalen entsprechen 1 mm.

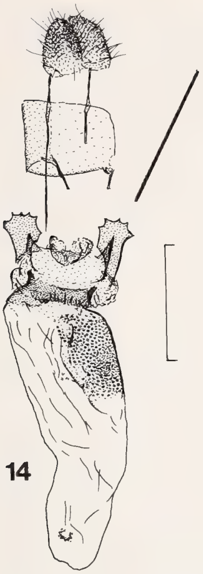


12

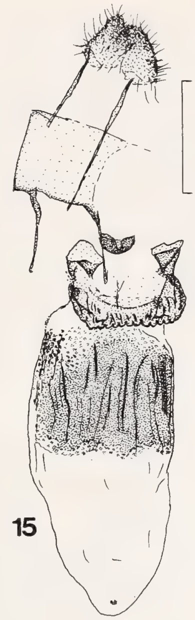


13

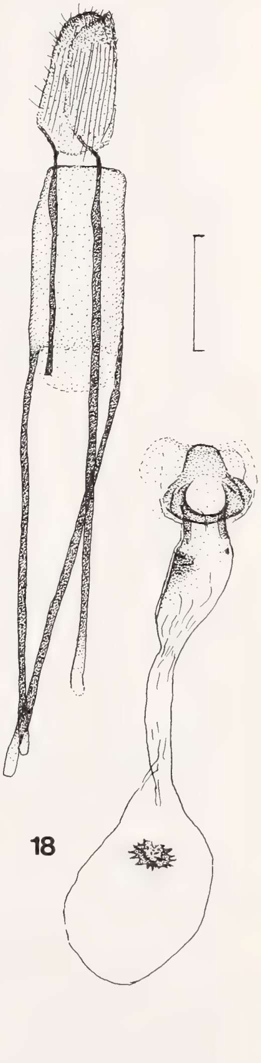
Abb. 12: *Ortaliella palaestinensis* (Calberla, 1891), ♂ Genitalien (G. prp. G 6162). — Abb. 13: *Ortaliella gruneraria* (Staudinger, 1862), ♂ Genitalien (G. prp. Hausm. 7429), Skalen entsprechen 1 mm.



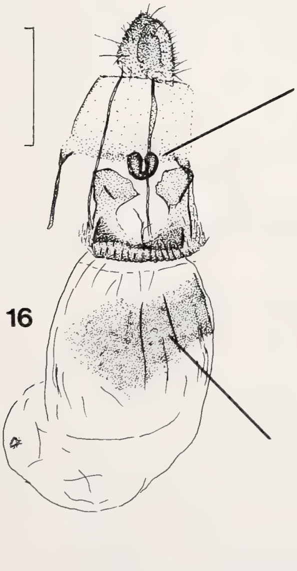
14



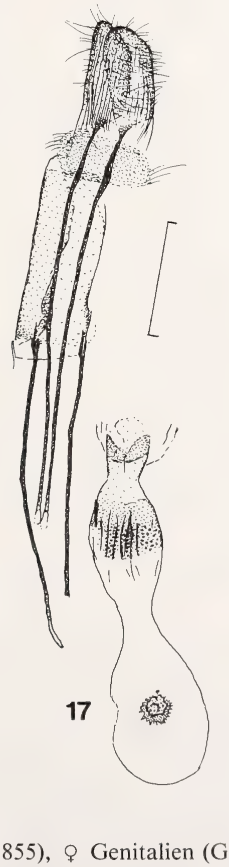
15



18



16



17

Abb. 14: *Stueningia poggearia* (Lederer, 1855), ♀ Genitalien (G. prp. Hausm. 7425). — Abb. 15: *Stueningia wolfi* n. sp., Paratypus, ♀ Genitalien (G. prp. G 6151). — Abb. 16: *Stueningia wolfi taurica* n. subsp., Paratypus, ♀ Genitalien (G. prp. G 6157). — Abb. 17: *Ortaliella palaestinensis* (Calberla, 1891), ♀ Genitalien (G. prp. G 6161). — Abb. 18: *Ortaliella gruneraria* (Staudinger, 1862), ♀ Genitalien (G. prp. G 6160), Skalen entsprechen 1 mm.

flächig chitinisiert, in einem Band die „Bursa“ umgreifend. Lamella postvaginalis stark chitinisiert mit deutlicher Einbuchtung in der Mitte (deutlicher als bei *S. wolfi* n. sp.). Die seitlich am Ostium bursae hochgezogenen Chitinplatten der Lamella antevaginalis ohne deutlich vorspringende Dornen, Basalteil der Vaginalplatte deutlich gefurcht, jedoch unten weniger stark eingekerbt als bei der Nominatrasse.

Zur Klärung der möglichen Artberechtigung von *S. w. taurica* n. subsp. sind mehr Material aus der Umgebung von Mersin (vgl. Bemerkungen zu *S. wolfi* n. sp.) sowie eingehendere Untersuchungen, insbesondere Zuchten, vonnöten.

Verwandtschaftsbeziehungen zu einigen anderen Gattungen

1) *Rhoptria* Guenée, 1857, in Boisduval & Guenée, Hist. nat. Insectes (Spec. gén. Lépid.) 10: 114. Typusart: *Geometra asperaria* Hübner, [1817] 1796, Samml. eur. Schmett. 5: pl. 94, fig. 484.

Fühler des ♂ kurz bewimpert, darin ähnlich den Gattungen *Ortaliella* n. gen. und *Stueningia* n. gen. und verschieden von vielen Semiothisini-Arten, deren ♂ oft gefiederte Fühler tragen. Genitaliter wegen der typischen Unterteilung der Valve in Costalteil und Valvula eindeutig in den Tribus Semiothisini zu stellen. Von den beiden neuen Gattungen unterschieden durch die schwach chitinisierte Valvula ohne Ausbildung von lateralen Fortsätzen. Valvula deutlich vom Costalteil der Valve abgesetzt. Von *Ortaliella* n. gen. durch die vergleichsweise kurzen Papillae anales, 8. Tergit und Apophysen, von *Stueningia* n. gen. durch die Vielzahl der langen Cornuti im Aedoeagus verschieden. Der Genitalapparat von *Rhoptria* zeigt — auch wenn hier ebenfalls die Oktavals fehlen — viel deutlichere Affinitäten zu typischen Semiothisini, wie z. B. *Tephrina* als bei den in dieser Arbeit neu beschriebenen Gattungen. *Rhoptria dolosaria* Herrich-Schäffer, 1848: Im Genital des ♂ sehr ähnlich *R. asperaria* Hbn. Dem ♀ fehlt das Signum, dennoch auch hier viele Hinweise auf eine sehr nahe Verwandtschaft zu *R. asperaria*. *Rhoptria mardinata* Staudinger, 1900: Typusart der Gattung *Pseudognophos* Staudinger, 1900, auch von Prout (in Seitz 1915) dort belassen, allerdings mit der Bemerkung „vermutlich eine überflüssige Gattung“. Von Wehrli (1953: 564) gründlich untersucht, auch auf Genitalbasis, und als „sehr nahe *asperaria*" in die Gattung *Rhoptria* gestellt. Lag dem Verfasser nicht vor.

2) *Aporhoptrina* Wehrli, 1953, in Seitz, Gross-Schmett. Erde 4 (Suppl.): 565. Typusart: *Cidaria semiorbiculata* Christoph, 1881, Bull. Soc. imp. Nat. Moscou 55 (3): 103.

Aporhoptrina wurde von Wehrli im Jahr 1953 als Untergattung von *Rhoptria* aufgestellt und von Inoue (1982) ohne nähere Begründung in den Rang einer Gattung erhoben. Letzteres ist aufgrund der im folgenden skizzierten Besonderheiten der Kopulationsorgane gerechtfertigt. Im männlichen Genital fehlt der Gnathos. Der Aedoeagus ohne die großen Cornuti der *Rhoptria*, eher ein wenig dem Aedoeagus bei *Stueningia* ähnelnd, auch wenn bei *Aporhoptrina* der Cornutus durch eine gezähnte, mit einem Cornutusbündel besetzte Grundplatte ersetzt ist. Auch die charakteristischen Anhänge der Valvula trennen *Aporhoptrina* deutlich von *Rhoptria*, zu der *semiorbiculata* z. B. von Prout (1915) gestellt wurde. Im Genital des ♀ ist ein Signum zu finden, das dem von *Pachycnemia* Steph. (und auch *Ortaliella* n. gen.) ähnelt. Stellung unklar!

3) *Neognopharmia* Wehrli, 1951, stat. n., Lambillionea 51: 8. Typusart: *Halia stevenaria* Boisduval, 1840, Genera Index meth. eur. Lepid.: 187.

Die Typusart wird von Prout (in Seitz 1915) und Viidalepp (1979) in die Gattung *Ctenognophos* Prout, 1915, gestellt, deren Typusart *C. eolaria* Guenée, 1857, aber genitaliter z. B. wegen des mit 3 Dornen besetzten, basalen Fortsatzes der Valvencosta eindeutig in die Verwandtschaft von *Aspitates* Treitschke, 1825, gehört. *Neognopharmia stevenaria* hat mit dieser Verwandtschaftsgruppe nicht das geringste zu tun, sondern steht der Gattung *Gnopharmia* Staudinger, 1892, nahe. Zu jener stellte Wehrli (1953: 568) *Neognopharmia* als Untergattung. Wie bei *Gnopharmia* mit Oktavals. Durch den langen schmalen Uncus jedoch deutlich von jener unterschieden, viel ähnlicher den Verhältnissen bei der Gattung *Ortaliella* n. gen. Auf der ganzen Länge der äußeren Kante der Valvula bedornt. Im weiblichen Genital der Ductus bursae längsgestreift, wie sonst bei keiner Art der Gattung *Gnopharmia* Stgr. Diese hier kurz skizzierten Besonderheiten in den Kopulationsorganen rechtfertigen es, *Neognopharmia* in den Rang einer Gattung zu erheben. Auffällig sind in den Papillae anales im Genitalapparat der Weibchen von *N. stevenaria* die langen keulenförmigen, in Büscheln angeordneten, modifizierten Schuppen („Floricomus"), ein gemeinsames Merkmal nicht nur mit *Gnopharmia*, sondern auch mit den ansonsten weit entfernt im System untergebrachten Arten der Gattungen *Theria* Hübner, [1825] 1816, und *Aleucis* Guenée, [1845] 1844.

4) *Gnopharmia* Staudinger, 1892, Dt. ent. Z. Iris 5: 181. Typusart: *Gnophos colchidaria* Lederer, 1870, Annls Soc. ent. Belg. 13: 39, 48, pl. 2, fig. 1.

Genitaliter wegen der typischen Unterteilung der Valve in Costalteil und Valvula eindeutig zu den Semiothisini gehörig. Wehrli (1953: 565) deutet eine Verwandtschaft zu *„Rhoptria poggearia"* an. Von den beiden neuen Gattungen u. a. unterschieden durch die gefiederten Fühler der ♂ (wie bei *Neognopharmia*) und das Vorhandensein von Oktavals. Diese Merkmale sind als Gemeinsamkeiten mit anderen typischen Gattungen der Semiothisini (z. B. *Tephrina* Gn.) von phylogenetischer Bedeutung. Valvula und Sacculus wie bei den neuen Gattungen stark chitinisiert mit Fortsätzen. Signum im weiblichen Genitalapparat groß und sternförmig (wie *Neognopharmia*). Die Genitalmorphologie stellt *Gnopharmia* und *Neognopharmia* in ein Schwestergruppenverhältnis.

5) *Pachycnemia* Stephens, 1829, Nom. Br. Insects: 44, (*Sthanelia* Boisduval, 1840, Genera Index meth. eur. Lepid.: 229; syn.!). Typusart: *Geometra hippocastanaria* Hübner, [1799] 1796, Samml. eur. Schmett. 5: pl. 36, fig. 186.

Die von Wehrli (1953: 562) dargelegte Synonymie ist durchaus begründet. Die von Leraut (1980) postulierte Eigenständigkeit von *Sthanelia* entbehrt wesentlicher morphologischer Differentialmerkmale. Verschiedentlich waren Verwandtschaftsbeziehungen mit Arten der oben behandelten Gruppen vermutet worden, *Pachycnemia* ist aber wohl in die Tribus Ennomini einzureihen, wie beispielsweise in Leraut (1980) und Wolf (1988) geschehen. Lediglich das Signum im weiblichen Genitalapparat erinnert ein wenig an die Signa der Gattungen *Ortaliella* n. gen. und *Aporhoptrina*.

Dank

Mein herzlicher Dank gebührt Frau M. Müller für die hervorragende Erledigung der fotografischen Arbeiten.

Zusammenfassung

Im vorliegenden Artikel werden zwei neue Gattungen beschrieben: *Stueningia* n. gen. mit der Typusart *Gnophos poggearia* Lederer, 1855, und *Ortaliella* n. gen., Typusart *Gnophos palaestinensis* Calberla, 1891. *„Ecdonia" stonei* Hausmann, 1991, und *Gnophos gruneraria* Staudinger, 1862, werden in die Gattung *Ortaliella* n. gen. gestellt. Der Gattungsname *Ecdonia* (Hausmann, 1991) ist als inkorrekte sekundäre Schreibweise für *Ecodonia* Wehrli, 1953, zu verwerfen (Art. 33b, Int. Regeln Zool. Nomenkl.). Die bisher als Untergattung zu *Gnopharmia* gestellte *Neognopharmia* Wehrli, 1951, wird in den Rang einer Gattung erhoben. Eine neue Art und zwei Unterarten werden beschrieben: *Stueningia wolfi* n. sp. aus Süd-Anatolien (Türkei), *S. poggearia meyi* n. subsp. aus Nordost-Israel, Südwest-Syrien und Ost-Libanon, sowie *S. wolfi taurica* n. subsp. aus Marasch (Taurus).

Literatur

Hausmann, A. (1991): Beitrag zur Geometridenfauna Palästinas: Die Spanner der Klapperich-Ausbeute aus Jordanien (Lepidoptera, Geometridae). — Mitt. Münchn. Ent. Ges. 81: 111—163.

Inoue, H., S. Sugi, H. Kuroko, S. Moriuti & A. Kawabe (1982): Moths of Japan. — Kodansha Co. Ltd., Tokyo.

Leraut, P. (1980): Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse. — Suppl. à Alexanor et au Bull. Soc. ent. de France, Paris, 334 pp.

Prout, L. B. (1915) [1912—1916]: Die spannerartigen Nachtfalter, in Seitz, A. (Hrsg.): Die Gross-Schmetterlinge der Erde, Bd. 4. — Verlag A. Kernen, Stuttgart.

Wehrli, E. (1954) [1939—1954]: Geometrinae, in Seitz, A. (Hrsg.): Die Gross-Schmetterlinge der Erde, Suppl. 4. — Verlag A. Kernen, Stuttgart.

Viidalepp, J. (1979): A list of Geometridae (Lepidoptera) of the USSR, IV. — Entom. Obosr. 18: 782—798.

Wolf, W. (1988): Systematische und synonymische Liste der Spanner Deutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Denis & Schiffermüller'schen Taxa (Lep., Geometridae). — Neue Ent. Nachr. 22: 1—78.

Dr. Axel Hausmann, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstr. 21, 81247 München, Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3—4	S. 241—250	Bonn, Dezember 1993

Tineiden aus China und Japan aus der Höne-Sammlung des Museums Koenig (Lepidoptera: Tineidae)

Günther Petersen & Reinhard Gaedike

Abstract. The tineid moths of China and Japan, collected by H. Höne are studied. The material contains 21 species, four of them are new to science: *Crypsithyris japonica*, *C. hoenei*, *Niditinea sinensis*, *Monopis trapezoides*.

Key words. Lepidoptera, Tineidae, China, Japan.

Die Kenntnis über den Artenbestand sowie die Verbreitung der Tineiden in der Ostpaläarktis ist im Vergleich zu der für die Westpaläarktis sehr mangelhaft. Vor allen Dingen aus China sind die Angaben spärlich, so daß jede Ausbeute aus diesem Gebiet eine wichtige Ergänzung darstellt.

Besonders wertvoll ist in diesem Zusammenhang das von Dr. Hermann Höne zuerst in Japan (1907—1917) und später in China (1918—1946) zusammengetragene reichhaltige Faltermaterial, das seit 1954 vollständig im Besitz des Museums Alexander Koenig (ZFMK) ist (vergl. Niethammer 1963). Der überwiegende Teil der sog. „Microlepidoptera" dieser Sammlung, etwa 15 000 Exemplare, wurde in den Jahren 1962—1971 an Dr. H. G. Amsel, Landessammlungen (jetzt Museum) für Naturkunde, Karlsruhe, für die Erarbeitung der „Microlepidoptera Palaearctica" ausgeliehen, der uns die darin enthaltenen Tineiden zur Bearbeitung überließ. In den vergangenen Jahren wurden im Rahmen von Gattungsrevisionen schon Teile des Faltermaterials bearbeitet (Gaedike 1984; Petersen 1983, 1987, 1991).

In dieser Arbeit werden alle in der Höne-Ausbeute enthaltenen Arten genannt. Zusätzlich werden Funde außerhalb dieser Ausbeute mit aufgeführt, wenn sie aus der Ostpaläarktis stammen und die gleichen Arten betreffen. Das Material gab Anlaß zur Beschreibung von zwei neuen Arten in der Gattung *Crypsithyris*, einer neuen *Niditinea*-Art sowie einer neuen Art aus der Gattung *Monopis*.

Ein Rest konnte noch nicht bearbeitet werden, da es sich hierbei um Taxa handelt, deren systematische Stellung innerhalb der Familie noch ungeklärt ist. Hierzu fehlen verläßliche Angaben über den Artenbestand aus der orientalischen und aus der australischen Region.

Für die Möglichkeit, das Material so lange Zeit behalten zu können, möchten wir uns bei Herrn Dr. D. Stüning, Museum A. Koenig, Bonn, recht herzlich bedanken.

Dinica endochrysa (Meyrick, 1935)
Exot. Microlep. 4: 579; *Tinea*

Literatur: Inoue, H. et al. 1982, 2: 186, Taf. 2, Fig. 10 (♀), Taf. 248, Fig. 8 (♂ Genit.); Petersen, G. 1983: 35—36, Fig. 1, 3—5 (♂ Falter und Genit.).

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Japan: 1 ♂ Rokkosan bei Kobe, 1000 m, Mitte VIII. 1934 (Höne).

Dasyses barbata (Christoph, 1882)
Bull. Soc. Imp. Moscou, 56, II: 432; *Morophaga*

Literatur: Inoue, H. et al. 1982, 2: 186, Taf. 2, Fig. 19 (♀), Taf. 247, Fig. 6 (♂ Genit.); Petersen, G. 1991: 31—32, Fig. 2, 5, 6, 8—10 (Falter, ♂ ♀ Genit.); Sun Yu-jia & Zhang Zhao-yi 1989: 350—354, 8 Fig.

Verbreitung: Rußland (Ferner Osten), China, Japan.

Untersuchtes Material: Rußland: 2 ♀, Amur (Christoph). — 2 ♀ Insel Alskold (Dörries). — 1 ♀ Ussuri-Gebiet: Sutschanski Rudnik. China: 1 ♂, 4 ♀, Shanghai, Prov. Kiangsu, 31. VIII. 1932, 28. VIII. 1934, 28. VI. 1935, 3. VII. 1943, 27. VI. 1944 (Höne). — 1 ♀ Prov. Chekiang, West Tien-mu-shan, 24. VIII. 1932 (Höne). — Prov. Shandong (Sun Yu-jia & Zhang Zhao-yi, 1989).

Scalidomia hoenei Petersen, 1991
Dtsch. ent. Ztschr. Berlin, N. F. 38 (1/3): 27—31, Fig. 1, 3, 4, 7 (Falter, ♂ Genit.)

Verbreitung: China (einschließlich Insel Taiwan).

Untersuchtes Material: China: 3 ♂ Prov. Kiangsu, Lungtan bei Nanking, 16. VI., 22. VIII., 25. IX. 1933 (Höne). — 2 ♂ Formosa, Takow, 16. X. 1905 (Wileman). — 1 ♂ Formosa, Banshorio, 22. V. 1906 (Wileman).

Rhodobates sinensis Petersen, 1987
Ent. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 50 (9): 174, Fig. 3, 40, 55 (Falter, ♂ Genit.)

Verbreitung: China.

Untersuchtes Material: 1 ♂ Prov. Nord-Yuennan, Li-kiang, 18. VII. 1934 (Höne).

Morophaga bucephala (Snellen, 1884)
Tijdschr. Ent. 27: 164—166, Taf. 9, Fig. 1 *Atabyria*
[= *chomatias* (Meyrick, 1910) = *rotundata* (Matsumura, 1931)]

Literatur: Petersen, 1959: 572—573, Fig. 20—21 (♂ ♀ Gentit.); Inoue, H. et al. 1982, 2: 185, Taf. 2, Fig. 16 (♂); Park, K.-T. & Whang, Ch.-Y. 1990: 26—27, Fig. 3, 12—14 (Falter, ♂ Genit.).

Verbreitung: Rußland (Ferner Osten), Japan, China, Korea, Indien, Burma, Malaya, Borneo, Sulawesi, Neu-Guinea.

Untersuchtes Material: Japan: 3 ♂, Yokohama, 4. V. 1910 (Höne). China: 2 ♂, 2 ♀, 1 Falter ohne Abdomen Prov. Nord-Yuennan, Likiang, 9., 30. VIII. 1934, 3. VIII., 6., 8. IX. 1935 (Höne). — 1 ♂ Prov. Chekiang, West Tien-mu-shan, 23. VIII. 1932 (Höne).

Erechthias atririvis (Meyrick, 1931)
Exot. Microlep. 4, p. 166; *Decadarchis*

Literatur: Inoue, H. et al. 1982, 2: 187, Taf. 2, Fig. 23—24 (♂ ♀ Falter).

Verbreitung: Japan, China.

Untersuchtes Material: China: 16 ♂, 1 ♀ Prov. Kiangsu, Shanghai, 14. VII. 1935, 17. VII. 1941, 24. VI. 1942, 4., 7., 10., 11. VII. 1942, 27. VII. 1943, 1., 4., 11. VII. 1944 (Höne). — 1 ♂ Prov. Kiangsu, Lungtan bei Nanking, 16. V. 1938 (Höne). — 1 ♀ Formosa, Kanshirei, 14. IV. 1909 (Wileman). Japan: 1 ♀ Sakaisi, 22. VII. 1948 (Mutuura).

Erechthias sphenoschista (Meyrick, 1931)
Exot. Microlep. 4, p. 166; *Decadarchis*

Literatur: Inoue, H. et al. 1982, 2: 187, Taf. 2, Fig. 22 (♂ Falter), Taf. 237, Fig. 1 (Geäder).

Verbreitung: Japan, China.

Untersuchtes Material: China: 1 ♂ Prov. Kiangsu, Shanghai, 3. VII. 1943 (Höne).

Gerontha hoenei Petersen, 1987
Tinea 12, Suppl.: 152—154, Fig. 1—7

Verbreitung: China.

Untersuchtes Material: 4 ♂ China, Prov. Nord-Yuennan, Li-Kiang, 26., 30. VII., 2. VIII. 1935 (Höne). — 1 ♀ China, Prov. Chekiang, West Tien-mu-shan, 2. VIII. 1937 (Höne).

Cylicobathra spinosa Gaedike, 1984
Ent. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 47 (8), 150, Fig. 11—12 (♂ Genit.)

Verbreitung: China.

Untersuchtes Material: 1 ♂ China, Prov. Süd-Shensi, Tapaishan im Tsinling, 1700 m, 16. VI. 1936 (Höne).

Neoepiscardia sinica Gaedike, 1984
Ent. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 47 (8), 148, Fig. 8—10 (♂ Genit.)

Verbreitung: China.

Untersuchtes Material: 7 ♂ China, Prov. Kiangsu, Lungtan bei Nanking, 20., 22., 24., 25., 28. V. 1993 (Höne).

Cephimallota colonella (Erschoff, 1874)
Lep. Forsch.-Reise Turkestan Fedtschenko, p. 97; *Tinea*
[= *lignea* Butler, 1879; = *agglutinata* Meyrick, 1931; = *colongella* Zagulajev, 1964]

Literatur: Petersen, G. 1957: 100—102, Fig. 51—52 (♂ ♀ Genit.); Inoue, H. et al. 1982, 2: 186, Taf. 2, Fig. 2 (♀).

Verbreitung: Turkestan, Ferner Osten Rußlands, China, Japan.

Untersuchtes Material: Japan: 3 ♂, 1 ♂, ohne nähere Fundortangabe, Coll. Walsingham; 1 ♀ Yokohama, 5. X. 1910 (Höne). China: Prov. Kiangsu: 2 ♂ Shanghai, 24. II. 1935, 1. II. 1946 (Höne); 1 ♂ Lungtan bei Nanking, 25. V. 1933 (Höne); Prov. Chekiang 2 ♂, West Tien-mu-shan, 6. IV. 1932, Mitte IV. 1936 (Höne); 1 ♀ Wenchow, 20. II. 1934 (Höne); 2 ♂, Prov. Shantung, Taishan, 1550 m, 20., 23. III. 1934 (Höne); 1 ♀, Prov. S-Shensi, Tapaishan im Tsinling, 1700 m, 3. V. 1936 (Höne); 1 ♂, ♀, Prov. Hunan, Hoengshan, 19., 20. III. 1933 (Höne).

Cephimallota chasanica Zagulajev, 1965
Zool. zhurn. Moskva 44 (3): 392—393, Fig. 4 (1—3)

Verbreitung: Rußland (Ferner Osten); Japan, China.

Untersuchtes Material: China: 1 ♂ Prov. Chekiang, West Tien-mu-shan, 24. V. 1932, leg. H. Höne. Japan: 3 ♂ Kyushu, Hikosan, Buzen, 15., 23. V. 1959, leg. H. Kuroko, from the nest of *Bombus*.

Niditinea tugurialis (Meyrick, 1932)
Exot. Microlep. 4, 326; *Tinea*
[= *baryspilas* Meyrick, 1937; = *unipunctella* Zagulajev, 1960]

Literatur: Petersen, G. 1964: 121, Fig. 10—11 (♂ ♀ Genit.); Inoue, H. et al. 1982, 2: Taf. 2, Fig. 4 (♂, als *baryspilas*).

Verbreitung: Vorderer Orient (Ägypten, Libanon, Israel, Jordanien, Syrien, Saudi-Arabien, Irak, Zypern, Türkei), Iran, Indien (Kaschmir), Mittel-Asien, China, Japan.

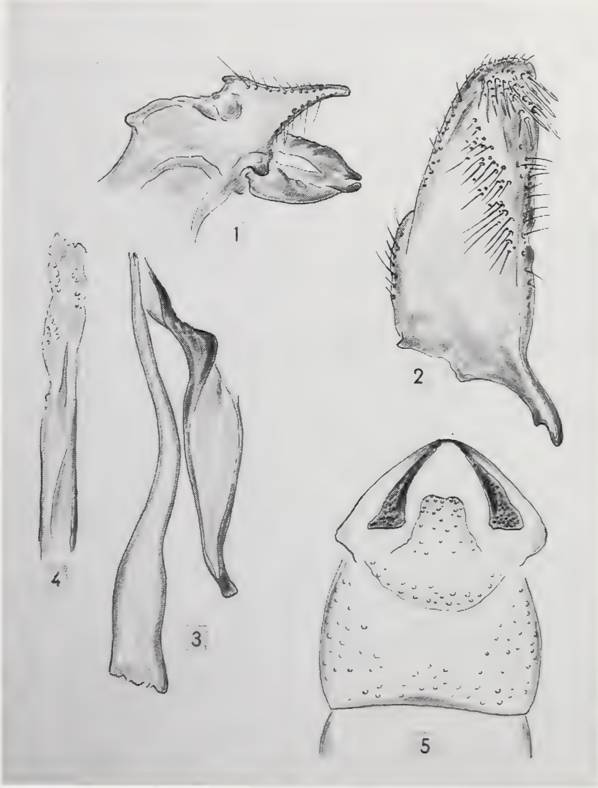
Untersuchtes Material: China: 1 ♂, Prov. Kiangsu, Shanghai, 4. V. 1935 (Höne).

Niditinea striolella (Matsumura, 1931)
6000 Ill. Ins. Jap. Empire: 1108; *Tinea*
[= *piercella* Bentinck, 1935; = *semidivisa* Meyrick, 1934; = *ignotella* Zagulajev, 1956; = *distinguenda* Petersen, 1957; = *pacifella* Zagulajev, 1960]

Literatur: Petersen, G. 1957: 136, Fig. 99 (♀ Genit.); Petersen, G. 1961: 83—85, Fig. 4—7 (♂ Genit.); Inoue, H. et al. 1982, 2: Taf. 2, Fig. 5 (Falter).

Verbreitung: Europa, Türkei, Iran, Ferner Osten, China.

Untersuchtes Material: China: 2 ♂, 2 ♀, Prov. Kiangsu, Shanghai, 16. V. 1932, 28. VI. 1944, 30. IV. 1946 (Höne); 1 ♀, Prov. Nord-Yuennan, Li-kiang, 25. IX. 1935 (Höne); Prov. Chekiang, West Tien-mu-shan, 5. X. 1932 (Höne).



Figs. 1—5: *Niditinea sinensis* sp. n., ♂ Genital: 1 — Uncus-Gnathos-Komplex; 2 — Valve; 3 — Saccus und Aedoeagus; 4 — Aedoeagusspitze vergrößert; 5 — letztes Abdominalsegment.

Niditinea sinensis sp. n.

Typus: Museum A. Koenig, Bonn.

Terry typica: China: Prov. Kiangsu, Shanghai.

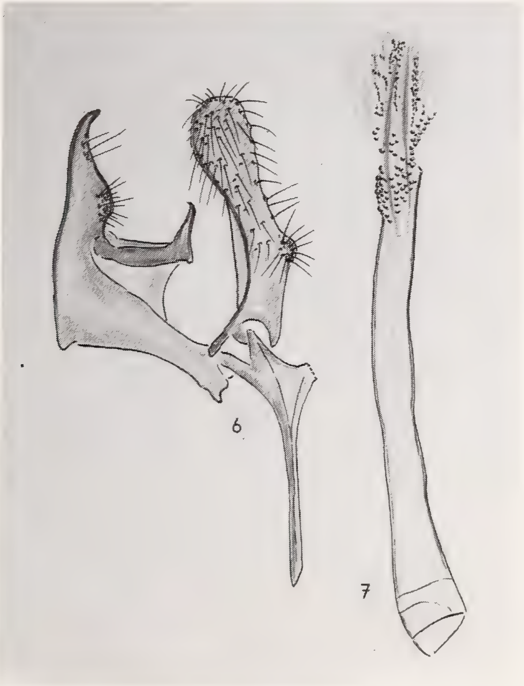
Falter: Spannweite 11—13 mm; Fühler fast so lang wie die Vorderflügel; Stirnschopf cremeweiß; Thorax dunkelbraun wie die Vorderflügel. Diese bei ⅔ des Vorderrandes, in der Nähe der Mitte und nach dem Außenrand, aufgehellt. Hinterflügel hell durchscheinend.

♂ Genital (Fig. 1—5): Uncus schnabelförmig, Gnathos distal verschmolzen, stark sklerotisiert; Valven einfach spatelförmig, an der Spitze innen deutlich stärker beborstet; Saccus in der Mitte sehr breit, Ränder stärker sklerotisiert; Aedoeagus länger als der Saccus, leicht gebogen, mit einem sehr schwachen länglichen Cornutus. Letztes Tergit mit den gattungstypischen Sklerotisierungen.

♀ Genital: unbekannt.

Die neue Art ähnelt durch den Bau der Gnathos und der Valven *N. striolella* (Matsumura, 1931).

Untersuchtes Material: 5 ♂. Holotypus ♂: China, Prov. Kiangsu: Shanghai, 19. IX. 1943, leg. H. Höne, Gen. Präp. G. Petersen Nr. 3181; Paratypen: 4 ♂ vom gleichen Fundort, 19. VIII., 9., 17. IX. 1942, 4. VIII. 1944, leg. H. Höne. Der Holo- und 3 Paratypen im Museum A. Koenig, Bonn, 1 Paratypus im DEI Eberswalde.



Figs. 6—7: *Crypsithyris japonica* sp. n., ♂ Genital: 6 — Lateralansicht, eine Valve entfernt; 7 — Aedoeagus.

Crypsithyris japonica sp. n.

Typus: Museum A. Koenig, Bonn.

Terra typica: Japan: Unzen.

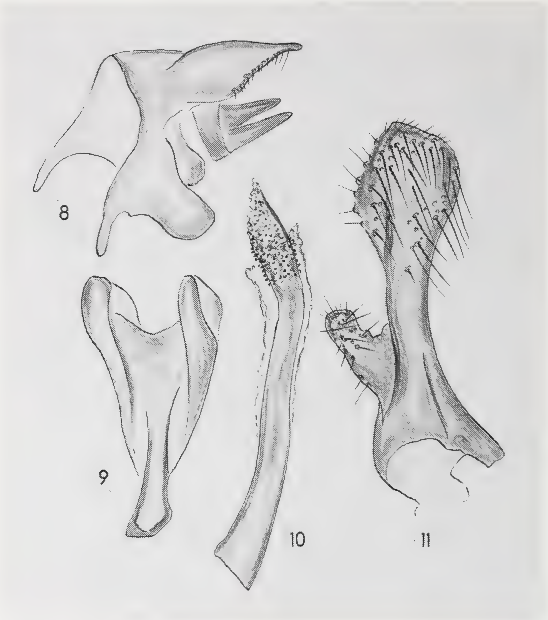
Falter: Spannweite 11 mm; Fühler (teilweise abgebrochen) mindestens ¾ der Vorderflügellänge; Stirnschopf hellbraun; Thorax bräunlich, mit helleren Schuppen durchsetzt; Vorderflügel cremefarben, mit bräunlichen Schuppen, in der Basalhälfte vereinzelt, an der Spitze dichter, in der Zelle zu einem deutlichen braunen Fleck konzentriert; Hinterflügel hellbraun, glänzend, mit sehr dichten langen Fransen am Hinterrand.

♂ Genital (Fig. 6—7): Uncus schlank, schnabelförmig, Gnathosarme schlank, in der Mitte fast rechwinkelig gebogen, distal zugespitzt; Valven an der Basis schlank, distal kolbenförmig erweitert, bei etwa ⅓ des Ventralrandes eine beborstete Vorwölbung; Vinculum relativ kurz und schlank; Aedoeagus sehr lang, ca. 3x so lang wie das Vinculum, kaum gebogen, gleichmäßig dick, in der Vesica zwei sehr lange und dünne Cornuti und eine große Anzahl winziger Körnchen.

♀ Genital: unbekannt.

Untersuchtes Material: 1 ♂. Holotypus ♂, Japan: Unzen, 15. VII. 1937, leg. H. Höne, Gen. Präp. G. Petersen Nr. 3173.

Abweichend vom gattungstypischen Genitalbau ist lediglich der sehr schlanke und kurze Saccus.



Figs. 8—11: *Crypsithyris hoenei* sp. n., ♂ Genital: 8 — Uncus-Gnathos-Komplex; 9 — Saccus; 10 — Aedoeagus; 11 — Valve.

Crypsithyris hoenei sp. n.

Typus: Museum A. Koenig, Bonn.

Terra typica: China: Prov. Nord-Yuennan, Li-kiang.

Falter: Spannweite 15 mm; Fühler so lang wie die Vorderflügel; Stirnschopf hell bräunlich, Thorax gleichfalls hell bräunlich, Vorderflügelgrundfärbung hell cremefarben, mit verstreuten bräunlichen Schuppen, vornehmlich im Bereich der Spitze und in der Zelle einen größeren Punkt markierend; Hinterflügel fast weiß, durchscheinend, mit sehr langen Fransen.

♂ Genital (Fig. 8—11): Uncus kappenförmig, distal zugespitzt; Valven im mittleren Bereich stark eingeschnürt, an der Ventralseite mit einem großen lappenförmigen Fortsatz, Distalhälfte keulenförmig erweitert; Saccus an der Basis sehr breit, insgesamt fast dreieckig, in eine verbreiterte Spitze auslaufend; Aedoeagus fast doppelt so lang wie der Saccus, breit, im Distal-teil leicht abgewinkelt, in der Vesica keine Cornuti nachweisbar, mit zahlreichen winzigen Sklerotisierungen.

♀ Genital: unbekannt.

Untersuchtes Material: 2 ♂. Holotypus ♂, China, Prov. Nord-Yuennan: Li-kiang, 22. VI. 1934, leg. H. Höne, Gen. Präp. R. Gaedike Nr. 4135; 1 ♂ Paratypus vom gleichen Fundort, 4. VII. 1934. Die Typen im Museum A. Koenig, Bonn.

Die neue Art ist im Genitalbau mit keiner der bisher bekannten Arten zu verwechseln.

Monopis pavlovskii (Zagulajev, 1955)

Trudy zool. Inst. AN SSSR Leningrad 21: 282

Literatur: Petersen, G. & Gaedike, R. 1984: 206, Fig. 29—30 (♂ Genit.).

Verbreitung: Iran, Pakistan, China, Japan, Ferner Osten Rußlands.

Untersuchtes Material: Rußland/Ferner Osten: 1 ♀, Chabarovsk, 20. VI. 1910 (Borsow); 1 ♂ Chabarovka (Christoph); 1 ♀ Amur; 1 ♀ Vladivostok (Christoph); 1 ♀ Askold (Dörries); 1 ♂ Sutschanski Rudnik, VIII. Japan: 1 ♂ Nara, Dorogawa, 30. VII. 1951 (Mutuura); 1 ♂ Honshu, Sinano: Sigakoogen, 14. VII. 1959 (Moriuti); 1 ♂ Tyubu-Nagano, Tobiraonsen, 13. IX. 1953 (Kodama); 1 ♀ Kyushu, Oosumi: Krisima, 3. X. 1959 (Moriuti). China: Prov. Kiangsu: 1 ♂, 3 ♀ Shanghai, 2. V. 1940, 9. VII., 17. IX. 1942, 9. V. 1943 (Höne); 3 ♂ Lungtan bei Nanking, 29. V., 14. IX. 1933 (Höne); 2 ♂ Prov. Süd-Shensi: Tapaishan im Tsinling, 28., 30. V. 1935 (Höne); Prov. Nord-Yuennan: 1 ♂, 2 ♀ Li-kiang, 30. VII., 7., 28. IX. 1934 (Höne); 1 ♂ zwischen Yuennanfu und Li-kiang, 4. V. 1934 (Höne); Prov. Chekiang: 2 ♂, 3 ♀ Wenchow, 14., 15., 17., 29. IV. 1939 (Höne); 2 ♂ West Tien-mu-shan, 13., 20. IX. 1932 (Höne); 2 ♂ Kuling, 2. V. 1934 (Höne); 6 ♂, 4 ♀ Prov. Hunan, Hoengshan, 11. III., 26., 27., 28., 29. IV., 4., 16., 24. V., 11., 21. XI. 1933 (Höne).

Monopis artasyras Meyrick, 1931

Exot. Microlep. 4: 93

Literatur: Petersen, G. 1982: 74, 76, Fig. 6—10 (♂ ♀ Genit.).

Verbreitung: China, Nepal.

Untersuchtes Material: China: 8 ♂ Prov. Nord-Yuennan, Li-kiang, 18. VI., 17., 29. VII., 3., 7. VIII. 1934, 27. VII., 17. VIII., 21. IX. 1935 (Höne).

Monopis trapezoides sp. n.

Typus: Museum A. Koenig, Bonn.

Terra typica: China: Prov. Chekiang: West Tien-mu-shan.

Falter: Spannweite 12—15 mm; Fühler ¾ der Vorderflügellänge; Stirnschopf cremefarben; Thorax dunkelbraun; Vorderflügel mit einem großen trapezförmigen Glasfleck, dunkelbraun, von der Falte bis zum Hinterrand, vom Glasfleck bis zum Vorderrand bräunlichweiß aufgehellt und von der Mitte des Vorderrandes bis zur Spitze hell gesprenkelt.

♂ Genital (Fig. 12): Uncus schlank, distal leicht zugespitzt, Gnathosarme an der Basis sehr breit, zur Spitze stark verschmälert und dort mit einem stumpfen sichelförmigen Abschluß. Valven in der Basalhälfte parallelseitig, dann stark erweitert, innen mit dichtem, zur Basis gerichtetem Borstenfeld. Vinculum schmal, Saccus sehr lang und dünn. Aedoeagus nur wenig länger als der Saccus, kräftig, im distalen Drittel erweitert, mit zahlreichen winzigen Cornuti.

♀ Genital: unbekannt.

Untersuchtes Material: 4 ♂. Holotypus ♂: China, Prov. Chekiang, West Tien-mu-shan, 15. IX. 1932, leg. H. Höne, Gen. Präp. G. Petersen Nr. 3185; Paratypus: 3 ♂ vom gleichen Fund-

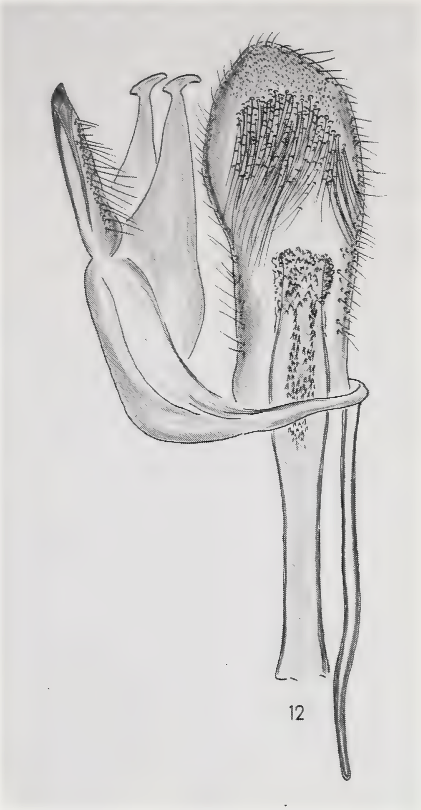


Fig. 12: *Monopis trapezoides* sp. n., ♂ Genital: Lateralansicht, eine Valve entfernt.

ort, 22. VIII., 3. IX. (Kopf fehlt), 5. IX. (Kopf fehlt) 1932, leg. H. Höne. Der Holo- und 2 Paratypen im Museum A. Koenig, Bonn, 1 Paratypus im DEI Eberswalde.

Die neue Art ist durch den großen trapezförmigen Glasfleck und die Gnathosbildung mit keiner bisher bekannten *Monopis*-Arten zu verwechseln.

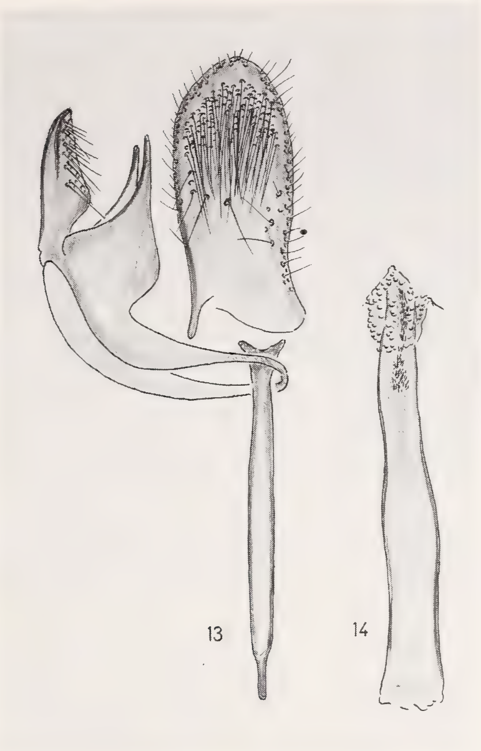
Monopis flavidorsalis (Matsumura, 1931)
6000 Ill. Ins. Japan Empire: 1108; *Tinea*

Literatur: Inoue, H. et al. 1982, 2: Taf. 2, Fig. 13 (Falter).

Verbreitung: Japan, China.

Die Art war bislang nur vom typischen Fundort aus Japan bekannt. In der China-Ausbeute befanden sich mehrere Exemplare, die zweifelsfrei ebenfalls zu dieser Art zu rechnen sind. Nachfolgend werden der Falter und der ♂-Genitalapparat beschrieben, da bisher nur die Originalbeschreibung sowie die Abbildung in der o. g. Literatur existieren.

Falter: Spannweite 11—14 mm; Fühler ca. ⅔ der Vorderflügellänge; Stirnschopf cremefarben; Thorax an den Rändern dunkelbraun, in der Mitte cremefarben; Vorderflügel dunkelbraun, mit einem hell ockerfarbenen Streifen am Hinterrand, Glasfleck groß und deutlich; Hinterflügel hellgrau, durchscheinend.



Figs. 13—14: *Monopis flavidorsalis* (Matsumura, 1931), ♂ Genital: 13 — Lateralansicht, eine Valve entfernt; 14 — Aedoeagus.

♂ Genital (Fig. 13—14): Uncus schlank, wenig zugespitzt; Gnathosarme an der Basis sehr breit, von der Mitte an sehr schlank zugespitzt; Valven fast parallelseitig, kurz distal abgerundet, an der Innenseite mit zahlreichen zur Basis gerichteten Borsten; Vinculum sehr schmal, Saccus schlank, an der Spitze fingerförmig; Aedoeagus deutlich länger als der Saccus, fast gerade, kräftig, mit kaum sichtbaren winzigen Cornuti.

Untersuchtes Material: China: 4 ♂ Prov. Chekiang, West Tien-mu-shan, 5., 20., 23., 29. IX. 1932, leg. H. Höne.

Literatur

Gaedike, R. (1984): Zur Kenntnis der mit *Episcardia* Ragonot, 1895 verwandten Gattungen (Lepidoptera, Tineidae). — Ent. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 47: 141—154.

Inoue, H., S. Sugi, H. Kuroko, S. Moriuti & A. Kawabe (1982): Moths of Japan. — Kodansha Co. Ltd., vol. 1 (text): 966 p.; vol. 2 (plates and synonymic catalogue): 392 pls., p. 7—552.

Niethammer, G. (1963): Zur Geschichte der „Sammlung Höne". — Bonn. zool. Beitr. 14: 234—245.

Park, K.-T. & Ch.-T. Whang (1990): *Morophaga formosana* Robinson (Lepidoptera, Tineidae), a pest of *Ganoderma lucidum* (FR.) Karst, and its two allied species. — Tyo to Ga 41: 21—28.

Petersen, G. (1957): Die Genitalien der paläarktischen Tineiden (Lepidoptera: Tineidae). — Beitr. Ent. Berlin 7: 55—176.

Petersen, G. (1959): Tineiden aus Afghanistan mit einer Revision der paläarktischen Scardiinen. — Beitr. Ent. Berlin 9: 558—579.

Petersen, G. (1961): Zur Identität und generischen Stellung von *Tinea mendicella* Hb. und *Tinea piercella* Bent. (Lep. Tineidae). — Not. ent. Helsingfors 41: 80—85.

Petersen, G. (1964): Tineiden von Karatschi (Pakistan), Fars (SW-Iran) und den Bahrein-Inseln (Lepidoptera: Tineidae). — Beitr. naturk. Forsch. SW-Dtschl. Karlsruhe 23: 111—122.

Petersen, G. (1982): Tineiden aus Nepal (Lepidoptera, Tineidae). — Reichenbachia, Staatl. Mus. Tierk. Dresden 20: 73—76.

Petersen, G. (1983): Revision der Gattung *Dinica* Gozmany (Lepidoptera, Tineidae). — Ent. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 47: 35—41.

Petersen, G. (1987): Revision der Gattung *Rhodobates* Ragonot (Lepidoptera: Tineidae, Hapsiferinae). — Ent. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 50: 167—190.

Petersen, G. (1991): Zur Taxonomie und Verbreitung der Hapsiferinae (Lepidoptera, Tineidae). — Dtsch. ent. Ztschr. Berlin N. F. 38: 27—33.

Petersen, G. & R. Gaedike (1984): Beitrag zur Kenntnis der Tineidenfauna des Vorderen und Mittleren Orients (Tineidae, Lep.). — Acta faun. ent. Mus. Nat. Pragae 17 (202): 185—212.

Sun Yu-jia & Zhang Zhao-yi (1989): Studies on *Hapsifera barbata* Christoph (Lepidoptera: Tineidae). — Acta ent. Sinica 32: 350—354 (chin. mit engl. Zus.).

Zagulajev, A. K. (1973): Tineidae, Teil 4: Scardiinae, in: Fauna SSSR, Leningrad, n. s. 104, Band 4, Teil 4: 1—126.

Dr. Günther Petersen, Bruno-Wille-Straße 4 a, 12587 Berlin. — Dr. Reinhard Gaedike, Deutsches Entomologisches Institut, Schicklerstraße 5, 16225 Eberswalde-Finow.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3−4	S. 251−266	Bonn, Dezember 1993

Beschreibung von *Temnorhynchus kasanganus* sp. n. sowie phänogeographische und taxonomische Diskussion von *T. cribratus* Bates, 1884 (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae)

Frank-Thorsten Krell

Abstract. *Temnorhynchus kasanganus* sp. n. (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae: Dynastinae: Pentodontini) from Kasanga, Tanzania, is described. It is distinguishable from other species by the combination of an egg-shaped epicranial plate and three-lobed mandibles. The lectotype of *Temnorhynchus cribratus* Bates, 1884, is designated. Its female is described. The epicranial plate is higher in western populations and broader in eastern ones. Therefore *Temnorhynchus freyi* Endrödi, 1961, is interpreted as the western (Guinean) geographical subspecies of *T. cribratus* Bates. *Temnorhynchus freyi aequatoris* Endrödi, 1961, is a junior synonym of *Temnorhynchus cribratus cribratus*.

Key words. Taxonomy, geographic variation, Afrotropis, Coleoptera, Scarabaeoidea, Dynastinae, *Temnorhynchus kasanganus* sp. n., *Temnorhynchus cribratus* Bates.

Einführung

Nach Abschluß der taxonomischen Vorarbeiten zu einer phylogenetischen Analyse des afrotropisch-ostmediterranen Genus *Temnorhynchus* Hope, 1837 (Krell 1992) wurden im Sammlungsmaterial mehrerer Museen zwei noch unbeschriebene Formen aufgefunden. Zum einen handelt es sich um drei ♀ aus Bismarckburg im früheren Deutsch-Ostafrika, dem heutigen Kasanga in Tanzania, deren Merkmalsausprägungen außerhalb der Variationsspektren bisher bekannter Arten liegen und die daher als Individuen einer neuen Art diagnostiziert werden. Weiterhin befindet sich in den Sammlungen des BMNH, des HNHM, des ISNB, des MNHN und des MRAC Material des noch unbeschriebenen (Endrödi 1985: 506) Weibchens des *T. cribratus* Bates, 1884. Das vorliegende Material bot Anlaß zu einer Studie der Variabilität und Taxonomie.

Verleihende Institutionen

BMNH: The Natural History Museum, Department of Entomology, Cromwell Road, GB-London SW7 5BD, England [früher: British Museum (Natural History)].

HNHM: Zoological Department of the Hungarian Natural History Museum Baross utca 13, H-1088 Budapest.

ISNB: Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Rue Vautier 29, B-1040 Bruxelles.

MGFT: Entomologisches Institut, Museum G. Frey (c/o Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstraße 21, D-81247 München).

MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Entomologie, 45, rue Buffon, F-75005 Paris.

MRAC: Musée Royal de l'Afrique centrale, Steenweg op Leuven, B-3080 Tervuren.

ZFMK: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 162, D-53113 Bonn.

ZMHB: Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Zoologisches Museum, Invalidenstraße 43, D-10115 Berlin.

Anmerkungen zur Terminologie

Früher verwendete ich den Terminus „Hololectotypus", eingeführt von Krell (1991) in Übereinstimmung mit dem International Code of Zoological Nomenclature, Art. 74 (a). Da dieser Terminus im Kollegenkreis auf Ablehnung stieß, wird er, auch auf Anraten von Dr. Tubbs, ICZN, (in litt. 1992) nicht mehr benutzt, findet sich jedoch noch auf Abb. 13.

Die „Phänogeographie" untersucht die geographische Verteilung und Variation von phänotypischen Merkmalen (Phänen oder Phän-Komplexen) einer Art (nach Yablokov 1986: 109).

In den Materiallisten werden Zeilenschlüsse auf Etiketten durch einen „/" gekennzeichnet.

Temnorhynchus kasanganus sp. n.

Holotypus (♀): „D. O. Africa / Bez. Bismarckburg / leg. Zencke", „scutiger / Kolbe", „T. Klug / clypeatus / det. dr. Endrödi 1971"; ZMHB.

Paratypi: 1 ♀: „Temnorh. spec.? / Bismarckburg. / (Tanganyka). III. 1914. / Reg.-Rat Methner leg.", „Sammlg. C. Frings / vend. Dez. 1937", „MUSEUM KOENIG / BONN", „Temnorrhynchus / scutiger Kolbe / det. Dr. Endrödi 1958"; ZFMK. — 1 ♀: „v Methner / Teich" [handschriftlich mit Bleistift, schwer leserlich; „v" und „Teich" sind eventuell fehlinterpretiert], „D. O. Africa / Bez. Bismarckburg / leg. Zencke", grüner Punkt, „T. Klug / clypeatus / det. dr. Endrödi 1971"; ZMHB.

Locus typicus: Tanzania, Kasanga (früher: Bismarckburg, cfr. Krell, im Druck a); 8° 28' S, 31° 08' E; 810 m ü. NN. Klimadaten: Jahresmittel der Lufttemperatur: 24,9° C; Mittel der täglichen Höchsttemperaturen: 29,8° C; Mittel der täglichen Tiefsttemperaturen: 21,1° C; Jahresmittel der Luftfeuchtigkeit: 63 %; Zahl der Regentage pro Jahr: 72; heißeste Monate: April und Oktober (Monatsmittel: 24,9° C und 27,1° C); kühlste Monate: Juni und Januar (Monatsmittel: 23,4° C und 24,1° C); Jahresniederschlag: 768 mm (Sechsjahresmittel); Regenzeit: November bis April (alle Daten aus: Anonymus 1912).

Phänologie: Nur der Parathypus trägt eine Datierung, März 1914. Er wurde gegen Ende der Regenzeit aufgefunden. Im März betrug zu jener Zeit der Niederschlag 133 mm (Sechsjahresmittel) (Anonymus 1912).

Diagnosis: Relatively small (15—15,5 mm), dark reddish brown. Lamina epicranialis smooth, long-oval with clypeal denticles, weakly emarginate at the apex, its dorsolateral parts broadly rounded. Outer side of mandibles three-dentate. Antennae 10-jointed without symphysocery. Pronotum strongly punctate. Small pronotal cavity concave, finely punctate, neither carinate nor tuberculate. Elytra with rows of strong points. Longer apical torn of metatibia parallel, weakly dilate to apex.

Beschreibung des Weibchens

Habitus: Abb. 8—9. Körperumriß relativ gedrungen, an *T. retusus* (F.) erinnernd.

Dimensionen: Körperlänge [es ist zu beachten, daß durch unterschiedliche Trocknungspositionen und unterschiedliche Abnutzungszustände des Clypeus keine völlig standardisierten und vergleichbaren Längenmessungen möglich sind, so daß die Körperlängenangaben hier auf 0,5 mm abgerundet sind.]: 15—15,5 mm. Holotypus: 15,5 mm. — Größte Breite im Bereich des Pronotum: 7,0—7,6 mm. Holotypus: 7,3 mm. — Größte Breite im Bereich der Elytren: 7,7—8,4 mm. Holotypus: 8,3 mm. — Relation Elytenbreite/Pronotumbreite: 1,10—1,14. Holotypus: 1,14. — Relation Körperlänge/Elytrenbreite: 1,8—1,9. Holotypus: 1,9.

Färbung: Elytren, Scutellum, Prothorax und Caput rotbraun, Caputoberseite und Scheibe des Pronotum dunkel kastanienbraun. Abdomen, Unterseite des Meso- und Metathorax, Coxae und Femora orangebraun, Tibiae und Tarsi zumeist dunkler.

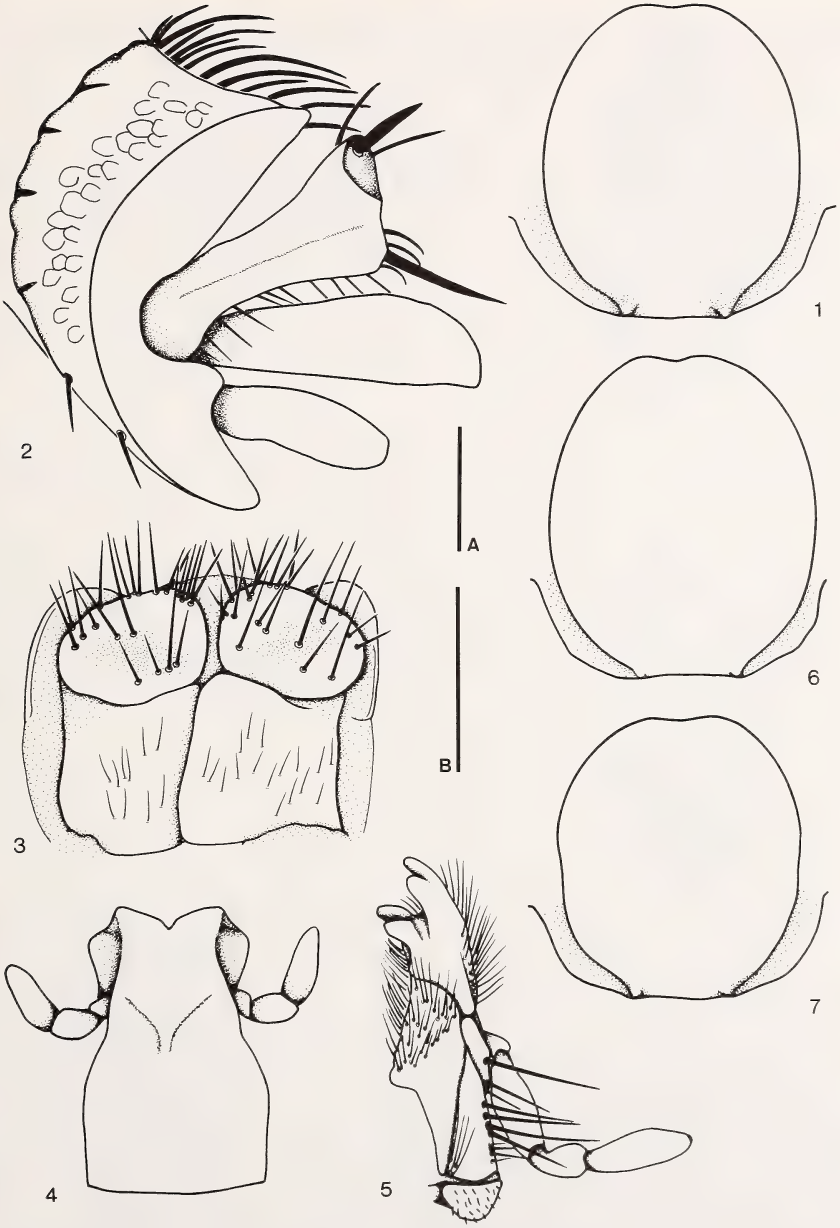


Abb. 1—5: *Temnorhynchus kasanganus* sp. n., Holotypus. — 1: Lamina epicranialis. — 2: Apex der linken Metatibia. — 3: weiblicher Genitalapparat von ventral. — 4: Labium von ventral. — 5: linke Maxille von ventral. — 6: Paratypus (ZMHB), Lamina epicranialis. — 7: Paratypus (ZMFK), Lamina epicranialis. — Maßstab = 1 mm. A für 1, 6 und 7; B für 2—5.

Mikroskulptur: Caput, Pronotum, Scutellum, Elytren und Beine, schwach auch die Abdominalsternite durch feine, aufgeworfene Risse variabler Ausrichtung gestrichelt (wie Abb. 78 in Krell 1992: 346). Die polygonale Netzstruktur (Krell, im Druck b) ist nur auf der Unterseite an glatten Stellen und besonders in konkaven Bereichen (z. B. des Prosternum) deutlich zu erkennen.

Behaarung: Dorsalbereiche von Caput, Pronotum und Elytren sowie interelytraler Bereich des Scutellum kahl. Caput und Thorax ventral lang (z. T. abgenutzt) (gelb)braun behaart. Epipleuren des Pronotum orangebraun, lang, dorsad gebogen beborstet. Lateralbereiche des Prosternum mit einzelnen langen Borsten, im Bereich der zentralen Erhöhung lang und dicht behaart. Elytren am Basalrand sowie an der Innenseite des Außenrandes kurz und relativ gleichmäßig hell behaart. Diese Behaarung läuft um den Apex der Elytren herum bis auf den Apikalbereich der Elytralsutur. Epipleuren der Elytren kahl; einzelne kleine Borstenpunkte erkennbar. Metasternalplatte median glatt und kahl. Abdominalsternite behaart, diskal auf je eine (median reduzierte) Transversalreihe von Borstenpunkten beschränkt; diese ist v. a. auf dem 3. und 4. sichtbaren Abdominalsternit median zumeist breit reduziert.

Lamina epicranialis: Abb. 1, 6, 7; oval bis langoval mit schwacher dorsomedianer Ausrandung, die beiden Seitenstücke gerundet. 1,11—1,18 x so hoch wie breit. Holotypus: 1,18 x (Höhe: 2,5 mm; Breite: 2,1 mm; die metrischen Angaben sind auf 0,1 mm abgerundet; die Quotienten beruhen auf der genauest möglichen Messung) (Abb. 1). Paratypus ZMHB: 1,18 x (Höhe: 2,5 mm; Breite: 2,1 mm) (Abb. 6). Paratypus ZFMK: 1,11 x (Höhe: 2,2 mm; Breite: 1,9 mm) (Abb. 7). Die Form erinnert an die der Lamina der ♀ von *T. repandus*. Lateralrand nur im anterioren Bereich schwach stumpf-kielförmig ausgeprägt. — Der Abstand der Spitzen der schwach ausgeprägten (oder stark abgenutzten) Clypealzähnchen entspricht 37—40 % der Maximalbreite der Lamina. Holotypus: 40 %. — Die lateral des Seitenrandes anterior sich anschließenden Bereiche des Clypeus sind bei senkrechter (frontaler) Betrachtung der Lamina breit sichtbar, d. h. stehen im stumpfen Winkel zur Fläche der Lamina (Abb. 1, 6, 7). — Skulptur: glatt, eventuell stark abgenutzt, aber keinerlei Spuren einer Punktierung oder Runzelung zu erkennen. Die Oberfläche ist netzartig fein rissig.

Ocularcanthus: Ventromedian kräftig gekielt, dorsal konkav und glatt; apikad nicht verflacht, apikal abgerundet rechtwinklig; unbehaart.

Maxillae: Abb. 5.

Mandibulae: Außen deutlich dreilappig.

Labium: Abb. 4; in den beiden posterioren Dritteln beulenartig aufgewölbt, behaart. Die anterioren Lateralprocessi sind relativ stumpf (Abnutzung?), dazwischen eingedrückt.

Antennae: 10gliedrig ohne Spuren einer Symphysocerie (1 Antenne fehlend, 1 mit nur noch 5 Antennomeren).

Pronotum: Grob grubenartig, dicht, aber nicht zusammenfließend punktiert. Lateralcallus und Lateralränder schwächer punktiert. Absturzfläche ein wenig mehr als das anteriore Drittel des Pronotum einnehmend, konkav, fein, teilweise raspelartig punktiert. Medianfläche hinter der Absturzfläche abgeflacht.

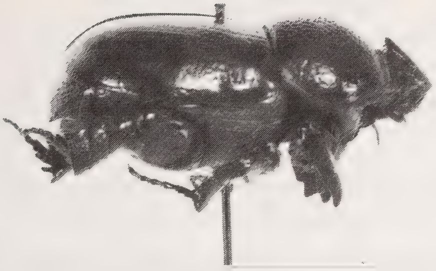
Protibiae: Außen mit drei Zähnen. Apikalsporne der Protibiae kurz, vor dem Apex der Tibia endend, zugespitzt.

Anteapikale Querleiste der Mesotibiae: Erreicht nicht den Apex.

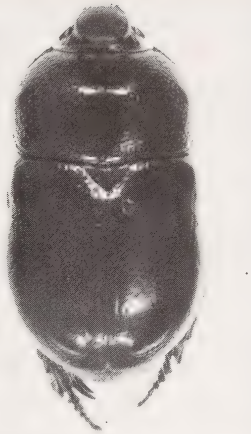
Anteapikale Querleiste der Metatibiae: Breit gekerbt und beborstet. Fläche zwischen dieser Leiste und dem Apex kräftig, grubenartig, zusammenfließend, nahezu netzartig punktiert.

Apikalsporne der Metatibiae: s. Abb. 2. Parallel, apikad kaum erweitert, apikal abgerundet bis abgestutzt. Alle vorliegenden Individuen weisen Abnutzungserscheinungen auf.

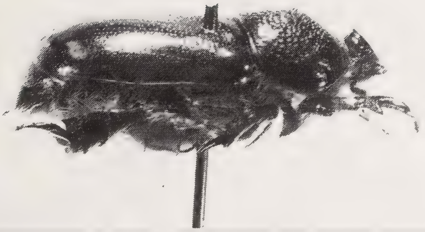
Interelytraler Bereich des Scutellum: Vereinzelt und sehr ungleich punktiert, basomedian schwach eingekerbt. 1,43—1,47 x so breit wie lang; Holotypus: 1,45 x.



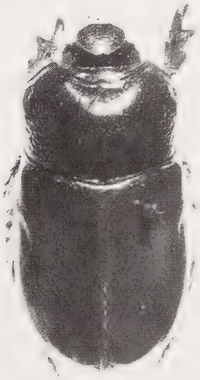
8



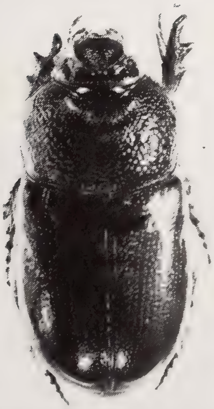
9



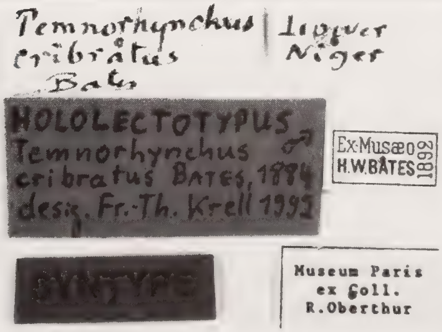
10



11



12



13

Temnorhynchus cribratus Bates | Lower Niger

HOLOLECTOTYPUS ♂
Temnorhynchus
cribratus Bates, 1884
desig. Fr.-Th. Krell 1995

Ex Musæo H.W. BATES 1892

[illegible]

Museum Paris
ex Coll.
R.Oberthur

Abb. 8—9: *Temnorhynchus kasanganus* sp. n., Holotypus. — 8: von lateral. — 9: von dorsal. Abb. 10—12: *Temnorhynchus cribratus cribratus* Bates, 1884, ♀, Tchad, Mondou. — 10: von lateral. — 11—12: von dorsal. — Abb. 13: Etikettierung des Lectotypus von *Temnorhynchus cribratus.*

Elytren: Kräftig gereiht punktiert, apikad reduziert. Humeralcallus, Lateralränder und Anteapikalcallus unpunktiert. Apex unterhalb des Anteapikalcallus dicht, ungleich, manchmal verflacht punktiert.

Prosternalprocessus: Ventralfläche mehr oder weniger verflacht, eiförmig, diskal und marginal lang beborstet.

Pygidium: Basal unpunktiert. Die raspelartigen, oft zusammenfließenden Borstenpunkte sind ansonsten mäßig dicht über die gesamte Fläche des Pygidium verteilt und nur noch am äußersten Apex reduziert.

Genitalapparat: Abb. 3. Die ventralen proximalen Vaginalpalpen quadratisch. Dadurch ist der proximale Außenbereich der ventralen apikalen Vaginalpalpen nicht sklerotisiert.

Das ♂ ist bisher unbekannt. Daher kann die Stellung der neuen Species im phylogenetischen System nur unter Vorbehalt diagnostiziert werden, was an gegebener Stelle diskutiert wird (Krell 1993: 294). So können wir in der Differentialdiagnose nur ungewertete Ähnlichkeiten und Differenzen in den Merkmalsausprägungen der ♀ darstellen, um auf Verwechslungsmöglichkeiten bei der Determination hinzuweisen. Von Endrödi wurden die Exemplare der neuen Art als *T. scutiger* Kolbe (ZFMK, det. 1958) bzw. als *T. clypeatus* (Klug) (ZMHB, det. 1971) determiniert. Dies weist schon auf Verwechslungsmöglichkeiten hin. Von *T. scutiger* unterscheidet sich *T. kasanganus* eindeutig durch die außen dreilappigen Mandibeln und schwache, aber deutliche Clypealzähnchen. Die Seiten der Lamina epicranialis des *T. clypeatus* konvergieren apikad nur wenig, so daß die apikale Ausrandung sehr breit ist: die mehr winkelig abgerundeten Spitzen der Seitenstücke sind weiter voneinander entfernt als die Clypealzähnchen. Es ist zwar vorstellbar, daß die Form der Lamina in Extremfällen, d. h. bei Kümmerformen oder isolierten Populationen, auch bei *T. clypeatus* der des *T. kasanganus* nahekommt, doch wurde eine eingedrückte, d. h. konkave Halsschildabsturzfläche (Impression) bisher bei keinem Individuum des *T. clypeatus* festgestellt. Die Punkte des Pronotum fließen bei *T. clypeatus* zusammen, wohingegen die elytrale Punktierung schwächer als bei *T. kasanganus* ausgeprägt ist. Von *T. retusus* (F.), an den er habituell erinnert, unterscheidet sich *T. kasanganus* durch die eher ovale als breit eiförmige Lamina epicranialis, die bei ersterem immer kräftig runzelig punktiert ist. Außerdem ist bei *T. retusus* die anteapikale Metatibialleiste immer ganzrandig, ungekerbt und die proximale Metatibialleiste außen zumeist reduziert. Die cranialen Außenbereiche der ventralen distalen Vaginalpalpen sind bei *T. retusus* sklerotisiert, da die ventralen proximalen Vaginalpalpen hier reduziert sind (Krell 1993: 318, Abb. 105). Bei der neuen Art sind die Vaginalpalpen von gewöhnlicher Umrißform (Abb. 3).

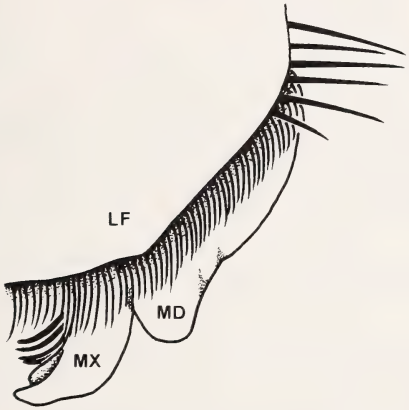
Temnorhynchus cribratus Bates, 1884

Festlegung des Lectotypus

Der Typus des *T. cribratus* wird nicht im BMNH verwahrt, wie von Endrödi (1976: 251) angegeben. Nach Horn et al. (1990: 30) ging ein großer Teil der Coleopterea der Batesschen Sammlung via R. Oberthür an das MNHN, und hier finden sich auch zwei als Syntypen etikettierte Exemplare: 1 ♂: „Lower / Niger" [Bates' Handschrift, nach Horn et al. 1990: Taf. 11, fig. 11], „Temnorhynchus / cribratus / Bates" [Bates' Handschrift], „Ex-Musaeo / H. W. BATES / 1892", „Museum Paris / ex Coll. / R.

Oberthur", „SYNTYPE" [roter Hintergrund]; MNHN; Abb. 14, 24; Etikettierung: Abb. 13. Dies ist das einzige ♂ unter den Syntypen und muß daher der Originalbeschreibung zugrunde gelegen haben, die die weibliche Eidonomie nicht berücksichtigt. „*T. retuso affinis*; *differt clypei lamina verticali multo alteriori*" (Bates 1884) trifft nur auf die ♂ des *T. cribratus* zu. Das vorliegende ♂ wird als Lectotypus designiert.

Ein weiteres Exemplar ist als Syntypus etikettiert:
1 ♀: „Gold. / Coast" [möglicherweise Bates' Handschrift], „cribratus / Bates" [Bates' Handschrift], „Ex-Musaeo / H. W. BATES / 1892", „Museum Paris / ex Coll. / R. Oberthur", „SYNTYPE" [roter Hintergrund]; MNHN. Dieses Individuum wurde zwar wahrscheinlich von Bates als *T. cribratus* Bates etikettiert, stammt jedoch nicht vom locus typicus „Lower Niger", sondern von der Gold Coast (= Ghana, in jedem Falle westlich von Benin) und stimmt aus den oben genannten Gründen nicht mit der Originalbeschreibung überein. Folglich lag dem Autor Bates bei der Beschreibung des *T. cribratus* dieses Weibchen nicht vor. Es handelt sich nicht um einen Syntypus.



14

Abb. 14: *Temnorhynchus cribratus*, Lectotypus, linker anteriorer Teil des Caput, schräg von oben betrachtet (daher kein Maßstab möglich); LE: Lamina epicranialis; MX: Maxilla sinistra; MD: Mandibula sinistra.

Vorliegendes Material und Chorologie (Abb. 15): 56 Individuen (30 ♂, 26 ♀).

GUINEA (ssp. freyi Endrödi, s. u.): Kindia (10° 04' N, 12° 51' W): 1 ♂: „3.—10. 11. 62 / Kindia-Guinea-Afrika / legit Dr. Šabacký", „T. Endr. / freyi / det. dr. Endrödi 1971"; HNHM; Abb. 16. 1 ♀ gleicher Etikettierung, aber 6. 6. 63; HNHM; Abb. 18. — Mt. Gangan nordwestlich Kindia: 2 ♂, 1 ♀: „Exped. Mus. G. Frey / Franz. Guinea 1951 / W. Afr. leg. Bechyne", „Région Kindia / Mt. Gangan 500 m / 6. 5. 51", „Museum Frey / München", „Paratypus / Temnorrhynch. / freyi ♂ [bzw. ♀] Endr."; HNHM (1 ♂, 1 ♀; Abb. 17, 19), MGFT (1 ♂). 1 ♂ (Holotypus), 2 ♀: „Exped. Mus. G. Frey / Franz. Guinea 1951 / W. Afr. leg. Bechyne", „Région Kindia / Mt. Gangan 750 m / 3. 5. 51", „Museum Frey / München", „Holotypus [bzw. Allotypus, bzw. Paratypus] / Temnorrhynchus / Freyi ♂ [bzw. ♀] Endr."; MGFT; Abb. 31. — Grandes-Chutes (kann nicht lokalisiert werden und wird in der Verbreitungskarte nicht berücksichtigt, ca. 11°—13° W): 1 ♂: „Guinea / Grandes-Chutes", „15. XI. 1966 / leg. K. Ferencz", „T. Endr. / freyi / det. dr. Endrödi 1972"; HNHM. — Literaturangabe: Friguiagbe (9° 53' N, 12° 50' W) (Paulian 1946: 18; 1954: 1136).

MALI: Tombouctou (16° 46' N, 3° 01' W): 1 ♀: „Coll. R. I. Sc. N. B. / Mali" [darauf aufgeklebt:] „MUSEUM PARIS / TOMBOUCTOU / A. CHEVALIER 1900", „Temnorrhynchus / cribratus Hope / R. Paulian det."; ISNB; Abb. 20. — Literaturangabe: Djindjin (16° 27' N, 3° 39' W) (Paulian 1946: 18; 1954: 1136).

GHANA: Gold Coast, ohne nähere Angaben (4° 40' N bis 11° 05' N, 3° 15' W bis 1° 05' E): 1 ♀: „Gold / Coast", „Nevinson Coll. / 1918—14."; BMNH (ssp. nicht zu diagnostizieren, da Lamina stark abgenutzt). 1 ♀: siehe oben (falscher Syntypus).

NIGER: Literaturangabe: zwischen Gaya (11° 53' N, 3° 27' E) und Say (13° 07' N, 2° 21' E) (Paulian 1946: 18; 1954: 1136).

MALI / NIGER / NIGERIA: Literaturangabe: Moyen Niger (Villiers 1955) (in der Verbreitungskarte nicht berücksichtigt aufgrund der geographischen Unschärfe und bereits vorliegender genau lokalisierter Nachweise in der Region).

NIGERIA: Ibadan (?) (7° 17' N, 3° 30' E), oder ohne nähere Angaben: 1 ♂: rosa Punkt, „Nigeria 20. 12. 1965 / Univ. of Ibadan / Coll. A. U. Oboite", „377", „Misc. 1069", „Pres by / Com Inst Ent / B M 1969-2", „Temnorrhynchus / cribratus / Bates / R. Madge det. 1969"; BMNH. 1 ♀: rosa Punkt, „Nigeria 8. 6. 1967 / Univ. of Ibadan / Coll. A. U. Oboite", „Miscellaneous", „Misc. 1068", „378", „Pres by / Com Inst Ent / B M 1969-2". — Asaba (6° 12' N, 6° 44' E): 1 ♂: „Assaba / R. Niger / Dr. Crosse", unbeschriebenes Etikett gleicher Größe, „Species —?", „Temnorrhynchus / cribratus Bts. / ♂ det. H. Prell 1935", „Temnorrhynch. / freyi Endr. / Comp. cum typo / Dr. S. Endrödi 1971", „Zool. Mus. / Berlin"; ZMHB. — Lokoja (7° 47' N, 6° 45' E): 1 ♂: „Nord Nigeria / Lokoja 1911", „T. Endr. / freyi / det. Dr. Endrödi 1963"; HNHM; Abb. 23. — Zwischen Lokoja (7° 47' N, 6° 45' E) und Bantji (8° 10' N, 10° 05' E): 1 ♂: „Bantschi to / Lokoja, / N. Nigeria / L. M. Bucknill. / 1908-229.", „Temnorrhynchus / cribratus Bates", „Temnorrhynchus / cribratus BATES / M. C. Ferreira det., 195"; BMNH. — Onitsha (6° 09' N, 6° 47' E): 1 ♂, 1 ♀: „J. L. Gregory / Onitscha / Nigeria. 22. 10. 1959", „at light", „Brit. Mus. / 1968-118" [beim ♀: „. . . 116"], „T. Endr. / freyi / det. Dr. Endrödi 1970"; HNHM. Literaturangabe: Jerath (1964: 15). — Umuahia (5° 33' N, 7° 29' E): Literaturangabe: Jerath (1964: 15). — Diko (Kaduna State) (9° 24' N, 7° 44' E): 1 ♂, 1 ♀: „Diko / 8 m. N. of Abuja / N. Nigeria / R. W. Crosskey / 24. 4. 56 / at light", „Brit. Mus. / 1957-224.", „Temnorrhynch. / freyi Endr. / det. Dr. Endrödi 1970" [nur beim ♂]; BMNH; Abb. 21, 22. — Lower Niger, ohne nähere Angaben (locus typicus): 1 ♂: siehe oben (Lectotypus) (in der Verbreitungskarte nicht berücksichtigt aufgrund der geographischen Unschärfe und bereits vorliegender genauer Nachweise in der Region).

KAMERUN: Maroua (10° 36' N, 14° 20' E): 10 ♂, 8 ♀: „COLL. MUS. CONGO / Cameroun: Maroua / (de Lisle)", 1 ♂ trägt ein handschriftliches Etikett „Temn. / cribratus Bates"; MRAC; Abb. 25—27.

TCHAD: Bebedija (Bébédja [= Bebiya?] (8° 41' N, 16° 33' E) östlich Moundou (M.: 8° 34' N, 16° 05' E): 5 ♂, 6 ♀: „Coll. Mus. Tervuren / Tchad: Mondou Be- / bedjia 21. I. 1978 / G. Ruella", 1 ♂ von Decelle im Jahre 1981 als *T. cribratus* determiniert; MRAC; Abb. 22 und 57 in Krell (1993: 308, 312) und Abb. 28—30.

ZENTRALAFRIKANISCHE REPUBLIK: Bangassou (4° 50' N, 23° 07' E): 1 ♂: „Bangassou / A. E. F. / Dubangui-Chari / leg. Kaufmann, XI. 51", „Museum Frey / München", „Monotypus ♀ / T. Freyi / subsp. / aequatoris End."; MGFT; Abb. 32.

WESTAFRIKA (In der Verbreitungskarte und der phänogeographischen Analyse nicht berücksichtigt aufgrund der geographischen Unschärfe und bereits vorliegender genau lokalisierter Nachweise in der Region.): R. Niger: 2 ♀: „32183" [nur bei einem ♀], „Afr. occid / R Niger", „Fry Coll. / 1905-100.", „Temnorrhynchus / cribratus BATES / M. C. Ferreira det., 195" [nur bei einem ♀]; BMNH. Ohne nähere Angaben: 2 ♂: „W. / Africa" [Rückseite:] „65 / 39", „Temnorrhynchus / cribratus Bates / Determined from / description. G. J. A."; BMNH.

Beschreibung des Weibchens

Habitus: Abb. 10—12.

Dimensionen: Körperlänge: 14,2—19,7 mm, arithmetisches Mittel $\overline{x}_{n=26}$ = 16,5 mm (Variationsbreite w = 5,5 mm = 33 %). — Größte Breite im Bereich des Pronotum: 6,0—8,6 mm, $\overline{x}_{n=26}$ = 7,3 mm (w = 2,6 mm = 36 %). Größte Breite im Bereich der Elytren [nur Individuen mit regelmäßig geschlossenen Elytren berücksichtigt]: 6,7—9,6 mm, $\overline{x}_{n=20}$ = 8,2 mm (w = 2,9 mm = 35 %). Relation Elytrenbreite/Pronotumbreite: 1,09—1,17, $\overline{x}_{n=20}$ = 1,13 (w = 0,008 = 1 %). — Relation Körperlänge/Elytrenbreite: 1,86—2,12, $\overline{x}_{n=20}$ = 1,91 (w = 0,26 = 14 %).

Färbung: Caput dorsal und Diskalfläche des Pronotum dunkelbraun, Pronotum lateral rotbraun aufgehellt. Scutellum und Elytren rotbraun bis dunkelorangebraun, wenig dunkler als die (dunkel) orangebraune Ventralseite. Tibiae und Tarsi teilweise oder vollständig dunkler braun.

Mikroskulptur: glatte Bereiche des Caput, Pronotum, Scutellum, der Elytren und Beine durch sehr feine, flache Risse variabler Ausrichtung mikroskopisch fein gestrichelt. Die polygonale Netzstruktur (Krell, im Druck b) deutlich am Elytralapex, den Tergiten, auf glatten und vor allem konkaven Bereichen der Unterseite. In den übrigen glatten, glänzenden Bereichen der Cuticula ist die Retikulation oftmals in eine sehr flache, schwache, lederartige Runzelung modifiziert.

Behaarung: Dorsalbereiche des Pronotum und der Elytren sowie interelytraler Bereich des Scutellum kahl. Ocularcanthus und ventrale Seitenflächen der Lamina epicranialis (Abb. 20, 30) (gelb)braun beborstet; Borsten oft abgebrochen. Epipleuren des Pronotum orangebraun, lang, dicht, nach außen gebogen behaart. Prosternum lateral weitläufig, lang, gelb beborstet, im Bereich der zentralen Erhöhung dicht und sehr lang. Elytren am Basalrand sowie an der Innenseite des Außenrandes hell, kurz, apikad länger werdend behaart. Diese Behaarung läuft um den Apex der Elytren herum bis auf den Apikalbereich der Elytralsutur. Epipleuren der Elytren weitläufig fein eingestochen punktiert, jedoch ohne Haare. Medianbereich der Metasternalplatte nur lateral und cranial mit wenigen Borsten, sonst kahl. Abdominalsternite behaart, diskal auf je eine median reduzierte Transversalreihe von Borstenpunkten beschränkt.

Lamina epicranialis: Abb. 57 in Krell (1993: 312) und Abb. 18—20, 22, 27, 30; breit tropfenförmig mit schmaler, dorsomedianer Ausrandung, die beiden Seitenstücke abgerundet winkelig, Clypealzähne flach und undeutlich, nicht immer vorhanden. 0,83—1,16 x so hoch wie breit; $\overline{x}_{n=26}$ = 0,90 x (w = 0,33 = 37 %). Die klinale Variation der Umrißform der Lamina wird im folgenden Kapitel behandelt. — Skulptur: grob verrunzelt punktiert, ohne Seitenrandung. — Seitenflächen spärlich (gelb)braun behaart (Abb. 20, 30); Borsten oft abgebrochen. Ocularcanthus: Ventromedian scharf gekielt, dorsal konkav, durch eine Reihe kräftiger, teilweise zusammenfließender Borstenpunkte uneben; apikad oftmals flacher werdend, breit verrundet bis stumpfwinklig.

Maxillae: Abb. 22 in Krell (1993: 308); Galea mit nur vier Dentikeln.

Mandibulae: Apiculus lateral deutlich (Abb. 43 in Krell 1993: 310) bis sehr undeutlich (Abb. 14) dreilappig durch Reduktion des mittleren Dentikels, apikal mit relativ lang ausgezogener Spitze. Eine klinale Variation ist nicht feststellbar, auch aufgrund des unterschiedlichen Abnutzungsgrades.

Labium: Diskal beulenartig aufgewölbt, Behaarung anterior reduziert. Die anterioren Lateralprocessi breit, spitzwinklig, dazwischen eingedrückt.

Antennae: 10gliedrig mit Tendenz zur Symphysocerie unterschiedlicher Ausprägung, cfr. Krell (1992: 307).

Pronotum: Grob grubenartig, zusammenfließend punktiert. Lateralcallus und Lateralränder feiner punktiert. Absturzfläche plan bis konkav, vorn eingedrückt, oft mit schwacher medianer Furche, fein punktiert, in der Mitte und am Vorderrand Punktierung reduziert; Hinterrand zentral flach gewulstet, dahinter regelmäßig konvex, nicht verflacht.

Protibiae: Außen mit drei Zähnen.

Apikalsporne der Protibiae: Vor dem Apex der Tibia endend, kurz zugespitzt, Spitze leicht nach unten gebogen; auf der der Tibia zugewandten Seite mit longitudinaler Rinne.

Anteapikale Querleiste der Mesotibiae: Erreicht nicht den Apex.

Anteapikale Querleiste der Metatibiae: Sehr regelmäßig eng gekerbt und beborstet, dem Apex angenähert; Fläche zwischen dieser Leiste und dem Apex kräftig, grubenartig, zusammenfließend punktiert.

Apex der Metatibiae: Ohne Borsten. Das ♀ aus Tombouctou trägt zwei kräftige, kurze atavistische(?) Borsten (Abb. 85a in Krell 1993: 315).

Apikalsporne der Metatibiae: Spatelförmig, in der apikalen Hälfte parallel; der kleinere Sporn apikal stumpf zugespitzt bis abgerundet, der größere apikal rechtwinklig abgeschnitten. Interelytraler Bereich des Scutellum: Glänzend, glatt und unpunktiert, regelmäßig flach. 0,87—1,54 x so breit wie lang, $\overline{x}_{n=26}$ = 1,36 x (w = 49 %).

Elytren: Kräftig, dicht, unregelmäßig gereiht punktiert, apikad wenig schwächer werdend. Punktierung auf dem Humeralcallus, dem Anteapicalcallus und an den Lateralrändern reduziert bis geschwunden. Apex deutlich mikroretikuliert, unregelmäßig ungleich und dicht punktiert.

Prosternalprocessus: Ventralfläche rautenförmig-oval bis eiförmig, recht flach, lateral lang beborstet, diskal kahl.

Pygidium: Auf einem basalen Streifen und im apikalen Drittel glatt, sonst mäßig dicht, fein raspelartig punktiert und behaart.

Genitalapparat: Die ventralen proximalen Vaginalpalpen in der Mitte apikad ausgezogen, d. h. innen länger als außen (ähnlich wie bei *T. retusus*, cfr. Abb. 105 in Krell 1993: 318), diskal kahl, nur lateral einige schwache Borsten vorhanden. Ventrale apikale Vaginalpalpen lateral gerade bis leicht konkav; diskal stumpf quergekielt, auf dem Kiel und apikal davon kräftig beborstet.

Phänogeographische Variation der Lamina epicranialis (Abb. 15—36)

Die Individuen der westlichsten Populationen aus Guinea besitzen eine relativ hohe Lamina. Bei den ♂ ist sie 1,28 bis 1,4mal so hoch wie breit (Abb. 16—17, 31; vgl. Abb. 33), die Seiten vor der Spitze sind konkav, die Spitze selbst abgerundet (ob eine schmale Einkerbung ursprünglich vorhanden war und durch Abnutzung verschwunden ist, läßt sich nicht erkennen); bei den ♀ ist die Lamina annähernd so breit wie hoch (Abb. 18—19, vgl. Abb. 35).

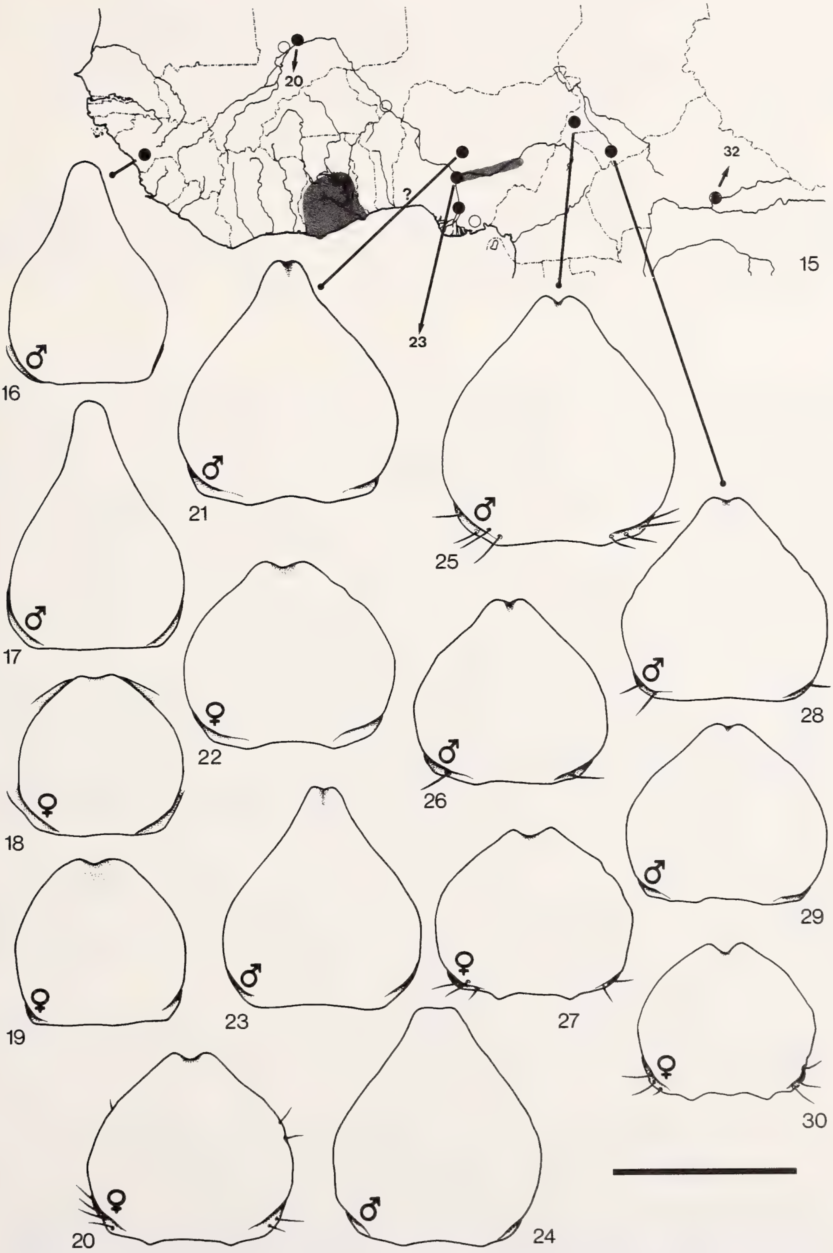
Bei Individuen östlicher Provenienz ist die Lamina breiter. Bei den ♂ ist sie 0,90 bis 1,22mal so hoch wie breit (Abb. 21, 23—26, 28—29, 32, vgl. Abb. 33), die Seiten vor der Spitze sind konkav, gerade oder konvex, die Spitze selbst schmal ausgerandet; die Lamina der ♀ ist breiter als hoch (Abb. 20, 22, 27, 30, vgl. Abb. 35).

Abb. 33 weist auf eine recht kontinuierliche West-Ost-Morphokline der Lamina-Umrißform bei ♂ hin. Bei ♀ (Abb. 35) ist dies nicht zu erkennen. Hier könnten zwei distinkte Variationsspektren vorliegen.

Da Epicranialskulpturen bei Lamellicornia, zumindest bei den Männchen, allometrisch wachsen, wurde das Höhe-Breite-Verhältnis der Lamina in Relation zur Kör-

——————▶

Abb. 15—30: Phänogeographie von *Temnorhynchus cribratus* bezüglich der Lamina epicranialis. — Abb. 15: Verbreitung; Vollkreise: untersuchtes Material; unausgefüllte Kreise: Literaturangaben. — Abb. 16—30: Lamina epicranialis. — 16: ♂, Guinea, Kindia, leg. Šabacký 3.—10. XI. 1962, HNHM. — 17: ♂, Guinea, Région Kindia, Mt. Gangan, leg. Bechyne 6. V. 1951, HNHM (Paratypus *T. freyi*). — 18: ♀, Guinea, Kindia, leg. Šabacký 6. VI. 1963, HNHM. — 19: ♀, Guinea, Région Kindia, Mt. Gangan, leg. Bechyne 6. V. 1951, HNHM (Paratypus *T. freyi*). — 20: ♀, Mali, Tombouctou, leg. Chevalier 1900, ISNB. — 21: ♂, Nigeria, Diko bei Abuja, leg. Crosskey 24. IV. 1956, BMNH. — 22: ♀, dto. — 23: ♂, Nigeria, Lokoja, 1911, HNHM. — 24: ♂, Nigeria, Lower Niger, MNHN (Lectotypus von *T. cribratus*). — 25—26: ♂, Cameroon, Maroua, leg. de Lisle, MRAC. — 27: ♀, dto. — 28—29: ♂, Tchad, Mondou, Bebedjia, leg. Ruella 21. I. 1978, MRAC. — 30: ♀, dto. — Maßstab = 2 mm.


20
32
?
23
15
16 ♂
21 ♂
25 ♂
28 ♂
17 ♂
22 ♀
26 ♂
18 ♀
29 ♂
19 ♀
23 ♂
27 ♀
30 ♀
20 ♀
24 ♂

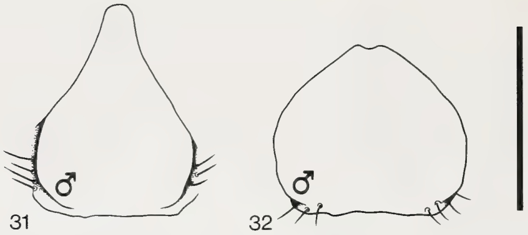


Abb. 31—32: Lamina epicranialis von primären Typen Endrödis, ♂. — 31: Holotypus von *Temnorhynchus freyi* (= *T. cribratus freyi*), Guinea, Mt. Gangan, leg. Bechyne 6. V. 1951, MGFT. — 32: Holotypus von *Temnorhynchus freyi* var. *aequatoris* (= *T. cribratus cribratus*), RCA, Bangassou, leg. Kaufmann XI. 1951, MGFT. — Maßstab = 2 mm.

pergröße gesetzt (Abb. 34, 36). Da wir nicht a priori von isometrischem Wachstum der drei Tagmata ausgehen können, verwende ich in diesem Falle als Maß für die Individualgröße nicht (wie etwa bei der statistischen Auswertung der Parameren-größe in Krell 1992: 332) die Elytren-Nahtlinie, da diese als morphologischer Teil des Thorax und funktioneller Teil des Abdomens nicht als Vergleichsgröße einer Struktur des Caput dienen kann. Ich verwende als Vergleichsmaß für die Individualgröße die Körperlänge (Vorderrand der Lamina epicranialis bis stärkste Wölbung des Pygidium), obwohl diese durch unterschiedliche Trocknungspositionen keine absolut vergleichbaren Werte liefert. Das Ergebnis zeigt jedoch, daß die vermutlichen Abweichungen keinen verfälschenden Einfluß haben dürften.

Nach Division des Höhe-Breite-Verhältnisses der Lamina durch die Körperlänge zeigt sich beim ♂ (Abb. 34) eine recht einheitliche Verteilung der relativierten Proportionen bei allen östlichen Populationen unter scharfer Abgrenzung zu den westlichen. Eine klinale Verteilung zwischen den östlichen Populationen wie in Abb. 33 ist nicht mehr zu erkennen. Beim weiblichen Geschlecht (Abb. 36) zeigt sich die gleiche Tendenz wie vor der Relativierung (Abb. 35), jedoch eine größere Streuung. Dies bedeutet, daß das Höhe-Breite-Verhältnis weniger stark variiert als die Körperlänge. Die weibliche Lamina zeigt daher keine allometrischen Tendenzen, die hingegen beim ♂ zu vermuten sind, da hier die Streuung der unrelativierten Werte in Abb. 33 erheblich größer ist als diejenige in Abb. 34.

Eine exakte statistische Auswertung der Meßwerte soll aufgrund der ungenügenden Datenlage nicht erfolgen. Die graphische Darstellung ist für die vorläufige taxonomische Interpretation ausreichend.

Die Identität von *Temnorhynchus freyi* Endrödi, 1961 und von *Temnorhynchus freyi aequatoris* Endrödi, 1961

Endrödi (1961) bezeichnet die Mandibeln des *Temnorhynchus cribratus* als „an der Außenseite gezahnt", wohingegen er in seiner Neubeschreibung die Mandibeln des *T. freyi* als „an den Seiten ungezähnt, vor der Spitze konkav geschwungen, die Spitze scharf" beschreibt. Nun ist der mittlere Lappen der Mandibel-Außenseite bei *T. cribratus* sehr schwach bis geschwungen (Abb. 14, sowie Krell 1993: 310, Abb. 43) und läßt sich nicht eindeutig einer der beiden scheinbaren Ausprägungsalternativen, von denen Endrödi ausging, zuordnen. Hierauf beruhte seine Bewertung und Einordnung des *T. freyi* und vor allem des *T. freyi aequatoris.* Da nun die Mandibeln keine differentialdiagnostischen Merkmale aufweisen, bleibt noch die Lamina epicranialis der ♂, die im vorangehenden Kapitel bereits behandelt wurde. Abb. 34 und 35 weisen auf zwei differierende Variationsspektren einer westlichen und einer östlichen Rasse hin.

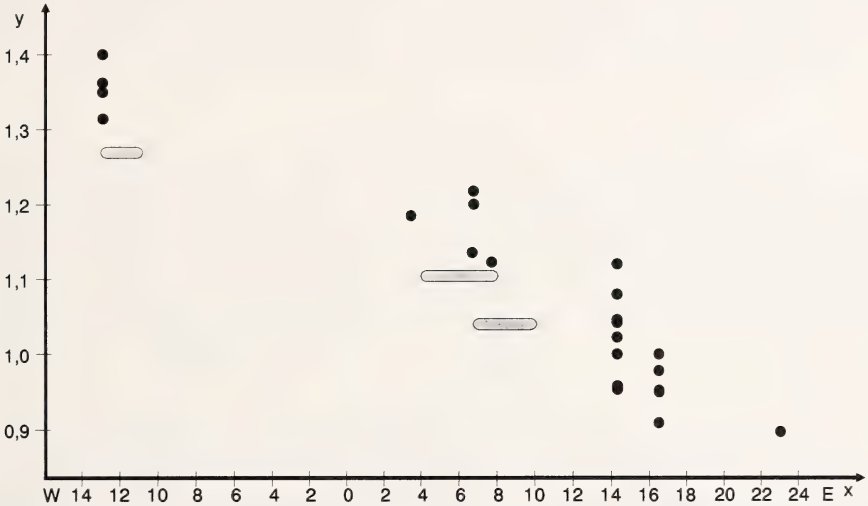


Abb. 33: *Temnorhynchus cribratus* ♂, Beziehung der Proportionen der Lamina epicranialis zur geographischen Länge des Fundortes. Abszisse (x): geographische Längengrade. Ordinate (y): Quotient Höhe : Breite der Lamina epicranialis. Fundorte größerer geographischer Unschärfe sind durch graue Balken dargestellt.

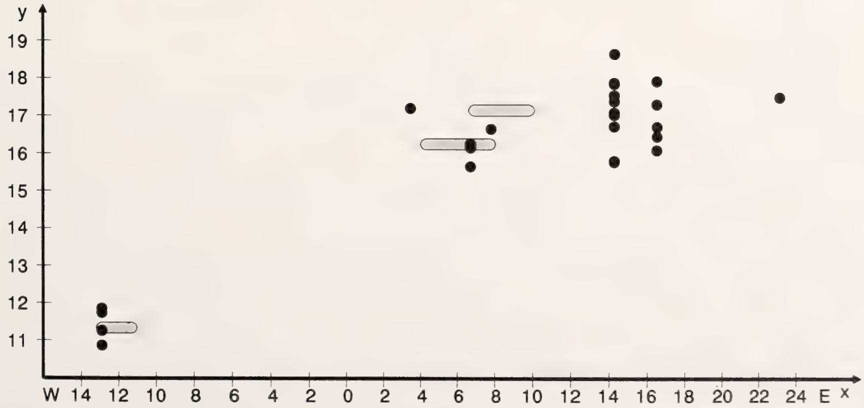


Abb. 34: *Temnorhynchus cribratus* ♂, wie Abb. 33, jedoch wurde die Proportion der Lamina durch die Körperlänge dividiert und dieses Verhältnis auf der Ordinate aufgetragen.

Jedes Lumping morphologisch unterscheidbarer Formen bedeutet einen Informationsverlust, der in uneindeutigen Fällen vermieden werden sollte. *Temnorhynchus freyi* wird entsprechend von mir als westliche Subspecies des *T. cribratus* betrachtet.

Aufgrund eines einzelnen Individuums, das er für ein Weibchen hielt, beschrieb Endrödi 1961 „*T. Freyi* var. *aequatoris*", den er in seiner Monographie (1976: 257) als „subsp. (?) *aequatoris*" und 1985: 508 als „*freyi aequatoris*" bezeichnete. Eines der angegebenen Differentialmerkmale von *T. freyi*, die breitere, an den Seiten stärker gerundete Lamina, weist auf die Identität des Typus als *T. cribratus cribratus* hin, was nach Untersuchung des „Monotypus" (= Holotypus) bestätigt werden kann (Abb. 32). Ein weiterer Unterschied, „Absturzfläche bedeutend größer, deutlich ausge-

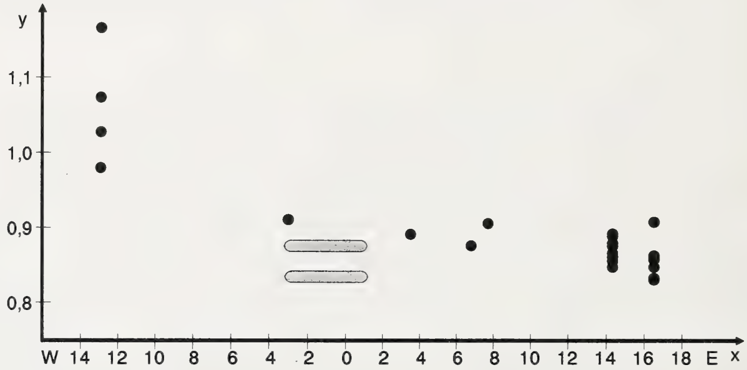


Abb. 35: *Temnorhynchus cribratus* ♀, Beziehung der Proportionen der Lamina epicranialis zur geographischen Länge des Fundortes. Abszisse (x): geographische Längengrade. Ordinate (y): Quotient Höhe : Breite der Lamina epicranialis. Fundorte größerer geographischer Unschärfe sind durch graue Balken dargestellt.

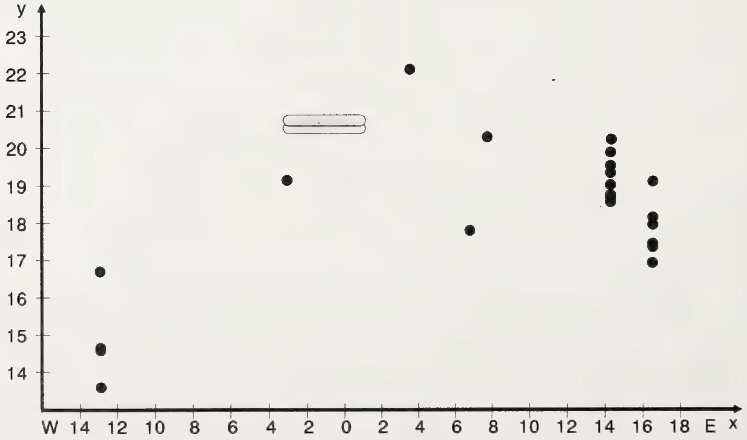


Abb. 36: *Temnorhynchus cribratus* ♀, wie Abb. 35, jedoch wurde die Proportion der Lamina durch die Körperlänge dividiert und dieses Verhältnis auf der Ordinate aufgetragen.

höhlt, der Hinterrand mit der Andeutung einer wulstförmigen Kante, also gleicht fast vollkommen der des Männchens [von *T. freyi*]", ist hinfällig, da es sich um ein Männchen handelt. Die starke Punktierung des Pronotum liegt im Variationsspektrum von *T. cribratus.*

Es gilt folgende Synonymie:

Temnorhynchus freyi Endrödi, 1961 = *Temnorhynchus cribratus freyi* Endrödi, 1961 (stat. nov.)
Temnorhynchus cribratus cribratus Bates, 1884 = *Temnorhynchus freyi aequatoris* Endrödi, 1961 (syn. nov.).

Da größere Serien guterhaltener Individuen aus dem Gebiet zwischen Guinea und Nigeria nicht vorliegen, bleibt die hier postulierte taxonomische Interpretation vorläufig.

Danksagung

Dank gebührt den Herren Dr. H. Roer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Dr. H. M. André, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, M. Cludts, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, Dr. R.-P. Dechambre, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Mr. M. D. Kerley, The National History Museum, London, Dr. O. Merkl, Magyar Természettudományi Múzeum Allattára, Budapest, Dr. G. Scherer, Zoologische Staatssammlung München (momentaner Verwahrungsort der Sammlung Frey), sowie Dr. M. Uhlig, Zoologisches Museum der Humboldt-Universität zu Berlin, für die geduldige Ausleihe von Museumsmaterial.

Zusammenfassung

Temnorhynchus kasanganus sp. n. (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae: Dynastinae: Pentodontini) aus Kasanga, Tanzania, wird beschrieben. Durch die eiförmige Umrißform der Kopfplatte in Kombination mit dem dreilappigen Außenrand der Mandibeln ist die neue Art von allen anderen Arten der Gattung zu unterscheiden. Der Lectotypus von *Temnorhynchus cribratus* Bates, 1884, wird designiert und das Weibchen dieser Art beschrieben. Die Kopfplatte besitzt in westlichen Populationen eine höhere, in östlichen eine breitere Umrißform. Innerhalb dieses Variationsspektrums liegend, wird *Temnorhynchus freyi* Endrödi, 1961 als westliche geographische Subspecies von *T. cribratus* Bates interpretiert. *Temnorhynchus freyi aequatoris* Endrödi, 1961 ist ein jüngeres Synonym von *Temnorhynchus cribratus cribratus* Bates, 1884.

Literatur

Anonymus: (1912): Klima- und Regentafeln. — Anhang zu: Pflanzer 8: 9 pp.

Bates, H. W. (1884): List of Coleoptera of the Families Carabidae and Scarabaeidae collected by the late W. A. Forbes on the Lower Niger. — Proc. zool. Soc. London 1884: 404—406.

Endrödi, S. (1961): *Temnorhynchus freyi* n. sp. (Dynastinae Col.). — Ent. Arb. Mus. G. Frey 12: 182—184.

Endrödi, S. (1976): Monographie der Dynastinae (Col. Lamellicornia, Melolonthidae). 4. Tribus: Pentodontini der äthiopischen Region, III. — Ent. Arb. Mus. G. Frey 27: 118—282.

Endrödi, S. (1985): The Dynastinae of the World. — Akadémiai Kiadó, Budapest. 800 pp., 46 pls.

Horn, W., I. Kahle, G. Friese & R. Gaedike (1990): Collectiones entomologicae. Ein Kompendium über den Verbleib entomologischer Sammlungen der Welt bis 1960. Teil II: L bis Z. (Pp. 221—573).

Jerath, M. L. (1964): Check list and distribution of Nigerian superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera). — Federal Department of Agricultural Research, Moor Plantation, Ibadan, Memorandum 77: 22 pp.

Krell, F.-T. (1991): Restituierung und Designation des Hololectotypus von *Aphodius* (*Melinopterus*) *punctatosulcatus* Sturm, 1805 (Insecta, Coleoptera: Scarabaeoidea, Aphodiinae). — Spixiana 14: 293—300.

Krell, F.-T. (1992): Verschmelzung von Antennomeren (Symphysocerie) als Regelfall bei *Temnorhynchus repandus* Burmeister, 1847, sowie phylogenetische, taxonomische, faunistische und nomenklaturische Anmerkungen zu diversen Taxa dieser Gattung (Coleoptera, Scarabaeoidea, Melolonthidae, Dynastinae, Pentodontini). — Dt. ent. Z., N. F. 39: 295—367.

Krell, F.-T. (1993): Phylogenetisch-systematische Revision des Genus *Temnorhynchus* Hope, 1837 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae: Dynastinae: Pentodontini). 1. Teil: Phylogenetische Analyse, mit Anmerkungen zur phylogenetisch-systematischen Methodologie. — Beitr. Ent. 43: 237—318.

Krell, F.-T. (im Druck a): Bismarckburg — two famous collecting localities in Africa. — Entomologist's Month. Mag. 129.

Krell, F.-T. (1994, im Druck b): Phylogenetic and taxonomic considerations on the variability of cuticular surface micromorphology within one species, *Aphodius* (*Nialus*) *varians* Duftschmidt (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). — Revue Suisse Zool. 101.

Paulian, R. (1946): Le genre *Temnorrhynchus* Hope (Col. Scarabaeidae). — Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg. 22 (7): 36 pp.

Paulian, R. (1954): Coléoptères Dynastides, Chironides et Dynamopides de l'Afrique noire française. — Bull. Inst. fr. Afr. noire (A) 16: 1119—1221.

Villiers, A. (1955): Coléoptères Dynastides de la Collection de l'Ifan. — Bull. Inst. fr. Afr. noire (A) 17: 1084—1091.

Yablokov, A. V. (1986): Phenetics: evolution, population, trait. — Columbia Univ. Press, New York. xi + 171 pp.

Dipl.-Biol. Frank-Thorsten Krell, Eberhard-Karls-Universität, Zoologisches Institut, Lehrstuhl für Spezielle Zoologie, Auf der Morgenstelle 28, D-72076 Tübingen, Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3—4	S. 267—291	Bonn, Dezember 1993

Revision der paläarktischen Arten der *Bradysia brunnipes*-Gruppe (Diptera, Sciaridae)

Werner Mohrig & Frank Menzel

Abstract. The *Bradysia brunnipes* group includes currently 26 palaearctic species. 5 species of these are known only by the female sex [*B. brevifurcata* (Strobl), *B. grandicellaris* (Ldf.), *B. moerens* (Winn.), *B. dubia* (Winn.) and *B. commixta* (Winn.)]. These species are omitted both from the descriptions and the key, although the types exist and have been studied. We expect that these females belong to species known from the males and their names will become synonyms if more species of Sciaridae are known in both sexes. The male of *B. vaneyi* (Falcoz), which is in very poor condition, undoubtedly belongs to the *B. brunnipes*-group, but cannot be identified with certainty. Eight new synonyms were attributed to this species group and five species were newly combined after revision of the type material. A key for the identification of the males, and figures of the male genitalia, are given for 19 species. Three species are new to science (*B. inversa* sp. n., *B. compacta* sp. n., *B. zetterstedti* sp. n.). *Bradysia zetterstedti* sp. n. is a species of the *B. praecox*-group and is identical with *B. picipes* (Zett.) sensu Frey. *B. confinis* (Winn.) belongs to the *B. rufescens*-group in contrary to the opinion of Tuomikoski (1960).

B. albosetosa Frey is a synonym to *B. moesta* Frey, *B. lanicauda* Tuomik. is a synonym to *B. cinerascens* (Grzeg.), *B. postbicolor* Moh. & Kriv. a synonym to *B. lutaria* (Winn.) and *B. cinereovittata* Frey a synonym to *B. longicubitalis* (Ldf.).

Key words. Diptera, Nematocera, Sciaridae.

Einleitung

Die *Bradysia brunnipes*-Gruppe wurde von Tuomikoski (1960; p. 137) für 10 Arten mit der Bemerkung aufgestellt, daß die Nomenklatur als vorläufig zu betrachten ist, da viele der von Lengersdorf (1928—30) aufgeführten Synonyme von *B. brunnipes* (Meig.) und *B. picipes* (Zett.) nicht überprüft worden sind. Innerhalb der Gruppe unterscheidet er eine engere Verwandtschaft um *B. brunnipes* mit *B. bicolor* (Meig.), *B. lanicauda* Tuomik., *B. nocturna* Tuomik. und *B. confinis* (Winn.), von denen sich *B. cinereovittata* Frey und *B. reflexa* Tuomik. etwas absetzen. Einen zweiten Verwandtschaftskreis sieht er in den Arten *B. albosetosa* Frey, *B. forcipulata* (Lundb.), *B. moesta* Frey und *B. moestula* Tuomik.

Da einige Arten eine basale Borstengruppe am Hypopygium aufweisen, die bei *B. confinis* in der Tat einen echten Basallobus repräsentiert, verzichtet Freeman (1983) auf eine Abgrenzung von der *B. rufescens*-Gruppe mit echtem Basallobus und vereint Arten beider Gruppen zur *B. bicolor*-Gruppe.

Bis auf die Typen von Meigen im Pariser Museum war es uns möglich, das Originalmaterial aller von Tuomikoski genannten Arten zu untersuchen. Durch das Auffinden eines großen Teils des als verschollen angesehenen Materials von Winnertz konnte auch eine erhebliche Zahl der von Lengersdorf (1928—1930) als synonym betrachteten Nominalarten verglichen werden. Die Ergebnisse dieser Revision sowie Neubeschreibungen werden hier vorgestellt.

Die sciaridenspezifischen Bezeichnungen und Abkürzungen, insbesondere für Flügelgeäder und männlichen Kopulationsapparat (Hypopygium), sind den Abbildungen 2 und 5 zu entnehmen. In der Bezeichnung der Thoraxsklerite folgen wir Tuomikoski (1960).

Gruppencharakteristik

Die Arten der *B. brunnipes*-Gruppe zeichnen sich aus durch einen eindeutigen, meist groben Spitzenzahn der Styli in Verbindung mit einem subapikalen Besatz von kurzen und meist dicht stehenden Dornborsten oder Dörnchen. Sie haben keinen borstenbesetzten Basallobus, der aus der sklerotisierten Basis des Hypopygiums hervorgeht, sondern höchstens eine auf der ventralen Membran stehende, von der Basis eindeutig isolierte Borstengruppe oder eine behaarte Vorwölbung der Hypopygiumbasis. Das Mesonotum hat stärkere laterale, präskutellare und skutellare Borsten.

Nach der Form der Genitalplatte und ihres Zähnchenfeldes lassen sich 3 Artengruppen innerhalb der *B. brunnipes*-Gruppe bilden, die vom *brunnipes*-, *forficulata*- und *submoesta*-Typ sind. *B. confinis* (Winn.) gehört nicht zur *B. brunnipes*-, sondern zur *B. rufescens*-Gruppe.

Der Zusammenfassung beider Gruppen, wie sie von Freeman (1983) vorgenommen wurde, kann nicht gefolgt werden. Beide Gruppen weisen durch den Besitz eines eindeutigen Spitzenzahnes zwar ein nur ihnen eigenes Merkmal innerhalb der paläarktischen Arten der Gattung *Bradysia* auf, lassen aber im Ensemble anderer Merkmale (Form der Genitalplatte, Stylusform, Behaarung der Valveninnenseiten) unterschiedliche Entwicklungstrends erkennen.

A: Genitalplatte klein, apikal gleichmäßig gerundet und mit zentralem Zähnchenfeld; Zähnchen fein und dicht stehend (Abb. 1 a).

***B. brunnipes*-Typ**

1. *B. bicolor* (Meigen)
2. *B. brunnipes* (Meigen)
3. *B. cinerascens* (Grzegorzek)
4. *B. heydemanni* (Lengersdorf)
5. *B. inversa* sp. n.
6. *B. longicubitalis* (Lengersdorf)
7. *B. lutaria* (Winnertz)
8. *B. reflexa* Tuomikoski
9. *B. sicelidis* Mohrig & Bartak
10. *B. subbrunnipes* Mohrig & Heller
11. *B. xenoreflexa* Mohrig & Bartak

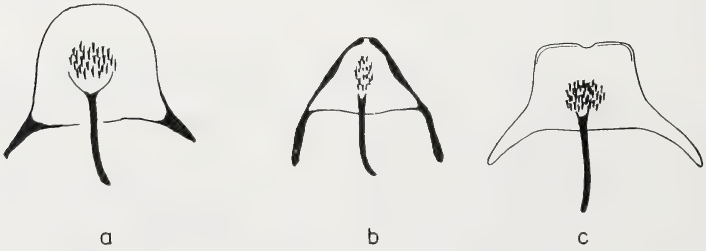


Abb. 1: Struktur der Genitalplatte. a) *B. brunnipes*-Typ; b) *B. forficulata*-Typ; c) *B. submoesta*-Typ.

B: Genitalplatte stumpfkegelig; Zähnchen grob und in einer Längsreihe stehend (Abb. 1b).

***B. forficulata*-Typ**

12. *B. forcipulata* (Lundbeck)
13. *B. forficulata* (Bezzi)
14. *B. moesta* Frey
15. *B. nocturna* Tuomikoski
16. *B. strenua* (Winnertz)

C: Genitalplatte apikal abgestutzt, nicht gerundet (Abb. 1c).

B. submoesta-Typ

17. *B. compacta* sp. n.
18. *B. magnifera* Mohrig
19. *B. submoesta* Mohrig & Krivosheina

Bestimmungstabelle der ♂

Bei Akzeptanz der aufgeführten Merkmale ist der in Klammern gesetzten Zahl zu folgen, solange diese nicht auf eine aufgeführte Art zutreffen, sonst der nachfolgenden Alternative. Die unterstrichene Zahl (n) beendet den eingeschlagenen Bestimmungsweg.

1 (3) Hypopygium ventral an der Basis lobusartig vorgewölbt oder mit isoliert auf der inneren Membran stehender Borstengruppe (kein Basallobus im Sinne der *B. rufescens*-Gruppe).
2 (7) Hypopygium ventral ohne Vorwölbung oder Borstengruppe.
3 (4) Hypopygium ventral lobusartig vorgewölbt und dicht beborstet; x und y nackt; Mesonotum hellbräunlich beborstet; Thorax und Coxen der p_2 und p_3 dunkel. (Abb. 7) .... *B. longicubitalis* (Ldf.)
4 (5) Hypopygium ventral auf der inneren Membran mit einer isolierten Borstengruppe.
5 (6) y ganz mit Makrotrichien besetzt; Abdomen (meist) rötlichbraun und farbverschieden vom dunklen Thorax; 3. Fühlergeißelglied lang und schmal; Valven in der Mitte der Ventralseiten lang, dicht und nach innen gebogen behaart; große Art. (Abb. 2) ... . *B. bicolor* (Meig.)
6 (5) y nicht oder nur am Anfang mit 1—3 Makrotrichien besetzt; Körper einfarbig dunkel, Valven unterhalb der Mitte dichter behaart und mit kräftigen, nach innen gerichteten Borsten. (Abb. 4) .... *B. cinerascens* (Grzeg.)
7 (9) Styli oder Valven auffallend unregelmäßig (wirr) behaart, mit verkrümmten oder auf den Styli mit nach hinten-oben gerichteten Haaren (Abb. 9 und 12). Haare und Borsten der ventralen Stylusseiten nach außen gerichtet.
8 (11) Styli und Valven normal behaart.
9 (10) Styli kurz und apikal gleichmäßig rund; Valven auf der Ventralseite innen mit langen, teilweise verkrümmten Borsten. (Abb. 9) .... *B. reflexa* Tuomik.
10 (9) Styli mehr als doppelt so lang wie breit, apikal fast dreieckig verbreitert; Valven auf der Ventralseite kurz, fein und nach außen gerichtet behaart, der innere Valvenrand fast nackt. (Abb. 12) .... *B. xenoreflexa* Moh. & Bart.
11 (12) Styli außen in der Spitzenhälfte auffallend abgeflacht; Flügel deutlich verschmälert. (Abb. 5) .... *B. heydemanni* (Ldf.)
12 (13) Styli außen gleichmäßig gerundet, auch wenn sie kurz und kompakt sind; Flügel normal.
13 (15) Genitalplatte gruppentypisch, relativ klein, gerundet, mit schwachen Basalarmen und rundem, dicht stehenden Zähnchenfeld; Styli gruppentypisch, apikal gerundet, mit dicht pelzartigen Börstchen unterhalb des Spitzenzahnes.
14 (23) Genitalplatte mehr stumpfkegelig, mit schmalem Zähnchenfeld oder apikal auffallend abgestutzt (Abb. 1b, c); Styli unter dem Spitzenzahn mit längeren, weniger dicht stehenden, pfriemförmigen Dornborsten oder Styli stark verkürzt und verdickt.
15 (17) y mindestens bis zur Hälfte mit Makrotrichien besetzt.
16 (21) y ohne oder nur mit 1—2 Makrotrichien.
17 (18) Ventrale Valveninnenseiten gleichmäßig und nicht sehr lang behaart; 4. Fühlergeißelglied 2,5mal so lang wie breit, sehr kurz und fein behaart; Thorax braun, kaum mit Aufhellungen, die gröberen Haare und Borsten des Mesonotums dunkel; mittelgroße Art. (Abb. 3) .... *B. brunnipes* (Meig.)

18 (19) Ventrale Valveninnenseiten lang und nach innen gebogen behaart oder Thorax auffallend aufgehellt (braun-gelb gefleckt).

19 (20) Fühlergeißelglieder lang; 4. Geißelglied mindestens 2,8mal so lang wie breit; sehr große Art mit honigfarben gefleckten Thoraxseiten und leicht aufgehellten Fühlergrundgliedern. (Abb. 8) .... *B. lutaria* (Winn.)

20 (19) Fühlergeißelglieder kurz; 4. Geißelglied 2,2mal so lang wie breit; mittelgroße Art; Thorax bräunlich; Antepronotum mit auffallend starken Borsten. (Abb. 11) .... *B. subbrunnipes* Moh. & Hell.

21 (22) Ventrale Valveninnenseiten in der Mitte dicht und lang nach innen gerichtet behaart, Haare hell und fein; Mesonotum fein weißlich behaart, die stärkeren lateralen und skutellaren Borsten hellbräunlich; Abdomen hell behaart. (Abb. 6) .... *B. inversa* sp. n.

22 (21) Ventrale Valveninnenseiten gleichmäßig lang und grob dunkel behaart; Mesonotum dunkel behaart mit groben dunklen Borsten; Pleuren gelbfleckig. (Abb. 10 und 13c) .... *B. sicelidis* Moh. & Bart.

23 (25) Genitalplatte stumpfkegelig gerundet oder Styli schlank, mit vielen und dicht stehenden, nicht deutlich dornenförmigen Borsten unter dem Spitzenzahn.

24 (33) Genitalplatte apikal abgestutzt, nicht gerundet; Styli mit langen Subapikaldornen oder kurz und kompakt.

25 (27) 4. Fühlergeißelglied 3mal so lang wie breit und länger; r_1 lang, gleich r und fast an der Basis der m-Gabel mündend; Valveninnenseiten sehr kurz und spärlich behaart.

26 (29) 4. Fühlergeißelglied höchstens 2,5mal so lang wie breit; r_1 vor der m-Gabel mündend; Behaarung des Mesonotums und Abdomens weißlich.

27 (28) 4. Fühlergeißelglied mindestens 4mal so lang wie breit; Endglieder der Fühlergeißel zur Spitze auffallend verschmälert. (Abb. 15a–c) .... *B. forficulata* (Bezzi)

28 (27) 4. Fühlergeißelglied höchstens 4mal so lang wie breit, meist deutlich kürzer; Fühlergeißelglieder nicht zum Fühlerende länger und dünner werdend. (Abb. 15d) .... *B. nocturna* Tuomik.

29 (30) Basis der Valven am Grunde des Hypopygiums auffallend dicht und lang behaart, mit großporigen Insertionsstellen; Styli unter dem Spitzenzahn mit 6–7 Dornen auf einer lobusartigen Vorwölbung; Mesonotum und Abdomen weißlich behaart, auch die etwas stärkeren lateralen und skutellaren Borsten hell. (Abb. 16) .... *B. moesta* Frey

30 (31) Basis der Valven am Grunde des Hypopygiums nicht auffallend dicht behaart; Stylusbedornung anders, mit mehr Dornbörstchen.

31 (32) Valveninnenseiten lang behaart; die 8–10 subapikalen Dornborsten lang. (Abb. 14) .... *B. forcipulata* (Lundb.)

32 (31) Valveninnenseiten sehr kurz und spärlich behaart; die subapikalen Dornbörstchen der Styli kürzer. (Abb. 17) .... *B. strenua* (Winn.)

33 (34) Styli lang und schmal, subapikal mit 5–6 langen und dünnen Dornen. (Abb. 20) .... *B. submoesta* Moh. & Kriv.

34 (35) Styli kurz und kompakt, subapikale Dornen kurz und kräftig.

35 (36) 8–10 Subapikaldorne stehen auf einer lobusartigen Vorwölbung nahe der Stylusmitte; Basis des Hypopygiums auf der inneren Membran mit einer basallobusartigen Bildung. (Abb. 19) .... *B. magnifica* Moh.

36 (35) 6–7 Subapikaldorne stehen unmittelbar unter dem Spitzenzahn; Basis des Hypopygiums ohne Andeutung eines Basallobus. (Abb. 18) .... *B. compacta* sp. n.

Die Arten der *Bradysia brunnipes*-Gruppe

1. Die Arten vom *B. brunnipes*-Typ

Bradysia bicolor (Meigen), Abb. 2

Sciara bicolor Meigen, 1818 — Syst.Beschr., 1: 284.

Literatur: *B. bicolor* (Meig.), Freeman 1983: p. 34, Abb. 117 (Behaarung der Valveninnenseiten zu kurz dargestellt).

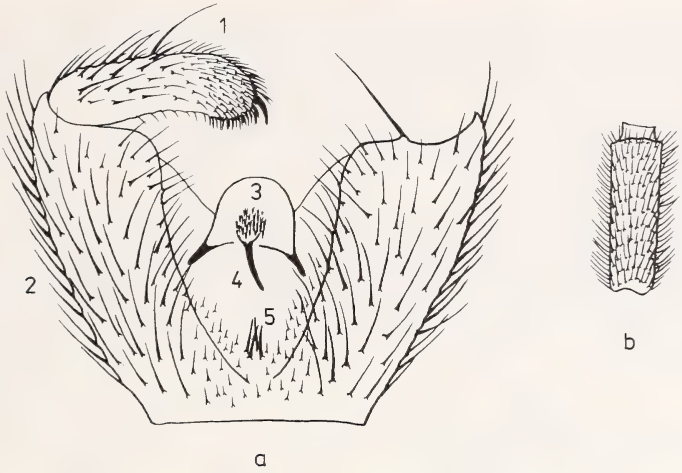


Abb. 2: *Bradysia bicolor* (Meig.), ♂. a) Hypopygium: 1 = Stylus; 2 = Valve; 3 = Genitalplatte; 4 = Aedoeagus; 5 = Borstengruppe der ventralen Basis des Hypopygiums. b) 4. Fühlergeißelglied.

Der Typus konnte von uns nicht verglichen werden. Die Art ist jedoch durch den auffallenden Farbkontrast zwischen Abdomen (rötlich-braun) und dem dunklen Thorax sehr gut charakterisiert, obwohl auch dunklere Exemplare vorkommen. Typisch ist die isolierte Borstengruppe auf der inneren Membran der ventralen Basis des Hypopygiums, die sie gemeinsam mit *B. cinerascens* (Grzeg.) hat. Von dieser unterscheidet sie sich jedoch durch bedeutendere Größe, feinere Borsten der Valveninnenseiten, weniger kräftige Borsten der basalen Borstengruppe und die schon erwähnte rotbraune Färbung des Abdomens. Der Bewertung lagen 50 Exemplare zugrunde.
Verbreitung: Deutschland: 19 ♂, Berlin und Umgebung, leg. Oldenberg; 1 ♂, Eisenstein, leg. Oldenberg; 2 ♂, Wölfelsgrund, leg. Oldenberg; 6 ♂, 3 ♀, Seesen am Harz, leg. Beling; 1 ♂, Gastein, leg. Oldenberg; 1 ♂, 1 ♀, Millstatt, leg. Oldenberg; 1 ♂, Thüringen, Apfelstädt, leg. Hartmann; 1 ♂, Südharz, Eisfelder Talmühle, leg. Menzel; Litauen: 6 ♂ „Kurland" Libau, leg. Siebert; Ukraine: 2 ♂, Kwasy, leg. Mamaev; Tschechische Republik: 1 ♂, Horni Lomna, leg. Bartak; Österreich: 1 ♂, Großglockner, leg. Thaler; Schweiz: 4 ♂, St. Moritz, leg. Oldenberg.
Weiterhin bekannt aus England, Schweden und Finnland. Der Holotypus befindet sich wahrscheinlich im Pariser Naturkundemuseum.

Bradysia brunnipes (Meigen), Abb. 3

Sciara brunnipes Meigen, 1804 — Klass. Beschr., 1 (1): 99.
= *Sciara picipes* Zetterstedt, 1838 — Insecta Lapp.: 826, syn. nov.
= *Sciara umbratica* Zetterstedt, 1851 — Dipt. Scand., 10: 3726—3727.
= *Sciara engadinica* Winnertz, 1867 — Monogr. Sciarinen: 21—22.
= *Sciara fallax* Winnertz, 1867 — Monogr. Sciarinen: 50—51.
= *Sciara dispar* Winnertz, 1868 — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 18: 533—534.

Als Synonym hat nur *S. picipes* Zetterstedt zu gelten, nicht *B. picipes* (Zett.) sensu Frey 1948, Abb. 33, die sich auf ein ♂ bezieht, welches aus den Alpen stammt und von Frey fälschlicherweise mit *S. picipes* Zett. identifiziert wurde. Uns liegen Exemplare aus den österreichischen Alpen vor, die mit Frey's Abbildung sicher übereinstimmen. *B. picipes* (Zett.) sensu Frey wird dementsprechend als *Bradysia zetterstedti* neu beschrieben. Beschreibung und Abbildungen werden im Anhang gegeben. Die anderen von Lengersdorf (1928—1930) schon aufgeführten Synonyme konnten durch Typenvergleich bestätigt werden. Der Bewertung lagen 10 Exemplare zugrunde.

Da von *B. brunnipes* (Meig.) keine ausreichend detaillierte Artdiagnose vorliegt, soll sie im folgenden gegeben werden.

Nachbeschreibung:
♂ **Kopf:** Augenbrücke 3reihig. 4. Fühlergeißelglied 2,5—2,8mal so lang wie breit, mit kurzem Halsteil und sehr dicht, kurz, hell und fein behaart. Palpen 3gliedrig; Grundglied langkeulig, mit scharf begrenztem und leicht vertieftem Sensillenfleck und mehreren Borsten; 2. Glied dick-eiförmig, mit mehreren Borsten, eine davon lang; 3. Glied schmal und fast doppelt so lang wie das 2. Glied.

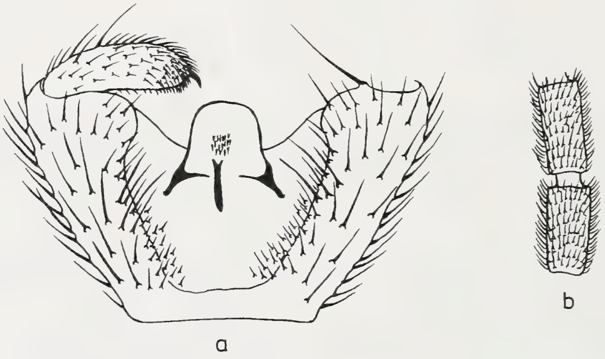


Abb. 3: *Bradysia brunnipes* (Meig.), ♂. a) Hypopygium; b) 3. u. 4. Fühlergeißelglied.

Thorax: dunkel, Coxen und Beine etwas heller. Mesonotum dunkel behaart, mit groben lateralen und skutellaren Borsten; Postpronotum nackt; Antepronotum und besonders prothorakales Episternit sehr kurz und fein behaart. Flügel leicht gebräunt; r_1 lang, = r und fast gegenüber der m-Gabelung mündend; c länger als 1/2 w; y = x, vollständig mit Makrotrichien besetzt. Halteren hell. Tibia p_1 mit breitem Borstenkamm. Klauen ungezähnt.

Abdomen: braun, dicht und dunkel behaart. Basis des Hypopygiums ohne Lobus oder Borstenfleck; Valveninnenseiten recht kurz behaart, mit kleinen Härchen auf der inneren Membran. Styli gruppentypisch gestreckt, mit Spitzenzahn und subapikalem Börstchenbesatz, Spitzenhälfte der Styli kurz behaart; Genitalplatte hochgerundet, mit rundem Fleck einspitziger Zähnchen. Aedoeagus mäßig lang.

Größe: 3,5 mm.

♀. vorhanden.

Verbreitung: Deutschland: 3 ♂, Apfelstädter Ried/Thüringen, leg. Weipert; 1 ♂, Nieder-roßla/Thüringen, leg. Bellstedt; 2 ♂, Frankfurt/Oder, leg. Kallweit; 3 ♂, Berlin, leg. Loew und Oldenberg; 1 ♂, Devin/Mecklenburg-Vorpommern, leg. Storz.

Weitere Nachweise: Skandinavien, England.

Bradysia cinerascens (Grzegorzek) comb. nov., Abb. 4

Sciara cinerascens Grzegorzek, 1884 — Berl. Ent. Z. 28 (2): 250—251.

= *Sciara interstincta* Grzegorzek, 1884 — Ber. Ent. Z. 28 (2): 258—259, syn. nov.

= *Bradysia lanicauda* Tuomikoski, 1960 — Ann. zool. Soc. Vanamo 21 (4): 140; 138, Abb. 32e., syn. nov.

Uns lagen je ein Exemplar von *Sciara cinerascens* und *Sciara interstincta* aus der Sammlung Grzegorzek vor, bei denen es sich zweifellos um die Typen handelt. Beide Exemplare erwiesen sich als identisch. Weiterhin standen uns zwei Exemplare von *Bradysia lanicauda* von Tuomikoski aus dem Naturkundemuseum Helsinki, aber nicht der Holotypus zur Verfügung. Beide sind identisch mit der Abb. 32e aus Tuomikoski (1960) und mit dem Typus von *Sciara cinerascens* Grzegorzek. In der Abbildung 32e (Tuomikoski 1960) erscheint die Behaarung der Valveninnenseiten überbetont. Bei allen uns vorliegenden Exemplaren, auch den beiden aus Finnland, sind die Valveninnenseiten lang und kräftig, aber gleichmäßig behaart. Die Art ist etwas kleiner als *B. bicolor* (Meig.) und von ihr durch die in der Tabelle gegebenen Merkmale eindeutig abzugrenzen. Der Bewertung lagen 17 Exemplare zugrunde.

Verbreitung: Deutschland: 3 ♂, Berlin, leg. Oldenberg; 1 ♂, Eberswalde, leg. Menzel; 2 ♂, Juni 1991, Brandenburg, leg. Röschmann; 1 ♂, Greifswald, leg. Groth; 1 ♂, Umgebung Neubrandenburg, leg. Lembke; 1 ♂, Jettchenshof bei Malchin, leg. Lilienthal; Rußland: 1 ♂, Moskau, leg. Mamaev; 1 ♂, Krasnodarsk, leg. Mamaev; Lettland: 1 ♂, leg. Spungis; Polen: 2 ♂, leg. Grzegorzek; Österreich: 1 ♂, Kärnten, leg. Röschmann; Tschechische Republik: 1 ♂, Nova Rubyne, leg. Bartak; Italien: 1 ♂, Passo Rolle, leg. Bartak.

Der Holotypus befindet sich in der Sammlung Grzegorzek, Krakow, Polen.

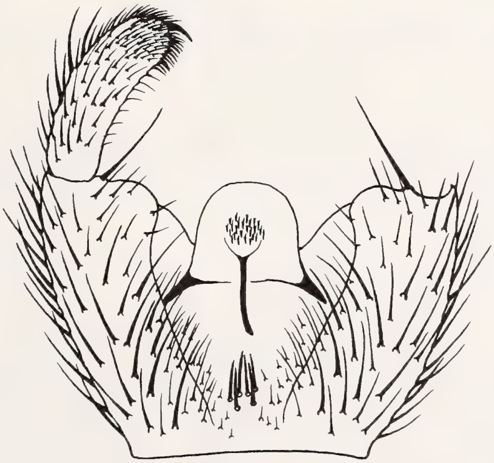


Abb. 4: *Bradysia cinerascens* (Grzeg.), ♂. Hypopygium.

Bradysia heydemanni (Lengersdorf) comb. nov., Abb. 5

Neosciara heydemanni Lengersdorf, 1955; Zool. Anz. 154 (1—2): 23—25; Abb. 1—2.

Nachbeschreibung:

♂ **Kopf:** 4. Fühlergeißelglied 2,2mal so lang wie breit, Halsteil gebräunt, Behaarung borstig und abstehend. Palpen 3gliedrig; Grundglied mit flachem Sensillenfeld und mehreren Börstchen; 3. Glied doppelt so lang wie 2. Glied.

Thorax: dunkel, Coxen und Beine weniger hell; Mesonotum hellbräunlich behaart, mit stärkeren lateralen und skutellaren Borsten. Flügel bräunlich, leicht verschmälert, ohne Anallappen; $r_1 = 2/3$ r; r_5 kurz, endet vor der Mitte von m_1; y etwas länger als x, mit 1—2 Makrotrichien, c = 1/2 w. Halteren kurz und dunkel. Tibia p 1 mit Borstenkamm; Klauen ungezähnt.

Abdomen: Hypopygium auffallend kurz und spärlich behaart. Styli sehr kurz behaart, außen in der Spitzenhälfte abgeflacht, in der Basalhälfte zur Ventralseite verbreitert, mit gebo-

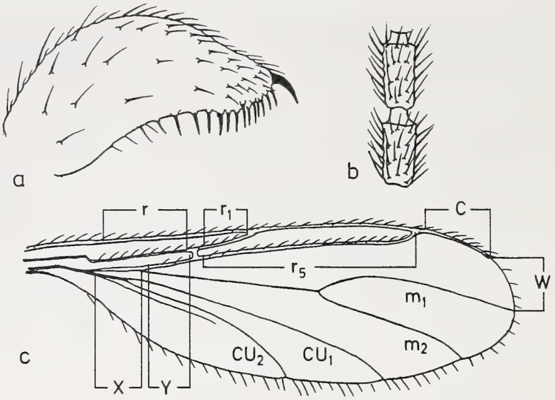


Abb. 5: *Bradysia heydemanni* (Ldf.), ♂. a) Stylus; b) 3. u. 4. Fühlergeißelglied; c) Flügel.

genem Spitzenzahn, darunter bis fast zur Stylusmitte mit vielen pfriemförmigen Dörnchen besetzt. Genitalplatte im Präparat nicht genau zu erkennen.

Größe: 3,5 mm.

♀. vorhanden.

Verbreitung: Die Art wurde als nicht selten von norddeutschen Wiesen und Ackerflächen gemeldet, seit der Erstbeschreibung aber nicht wieder nachgewiesen.

Das Typenmaterial (1 ♂, 1 ♀) befindet sich in der Sammlung Lengersdorf, Alexander-Koenig-Museum, Bonn.

Bradysia inversa Mohrig & Menzel sp. n., Abb. 6

Beschreibung:

♂ **Kopf:** Augenbrücke schmal, 2—3reihig. 4. Fühlergeißelglied 2,8mal so lang wie breit, recht dicht und kürzer als die Gliedbreite behaart. Palpen 3gliedrig; Grundglied mit flacher Sensillengrube und mehreren Borsten, eine davon lang; 2. Glied eiförmig, eine Borste lang; 3. Glied schmal, fast doppelt so lang wie das 2. Glied.

Thorax: Thoraxsklerite, Coxen und Beine dunkel. Die feinere Behaarung des Mesonotums hell, die stärkeren lateralen und skutellaren Borsten hellbraun. Postpronotum nackt, Antepronotum und prothorakales Episternit fein behaart. Flügel hell; $c = 2/3$ w; $r_1 = r$ und fast gegenüber der m-Gabel in c mündend; $y = x$, beide ohne Makrotrichien.; m-Gabel = m-Stiel, m-Gabel schmal. Halteren hell. Tibia p_1 mit mäßig breitem Kamm aus dunklen Borsten. Klauen lang und ungezähnt.

Abdomen: spärlich, kurz und hellbraun behaart. Hypopygium gruppentypisch; Ventralseite der Valven in der Mitte auffallend dicht und lang weißlich behaart. Genitalplatte mit relativ kleinem Zähnchenfeld; Aedoeagus lang und schmal.

Größe: 3 mm.

♀. unbekannt.

Locus typicus: Rußland, Ferner Osten, Suputinsker Naturschutzgebiet.

Holotypus: 1 ♂, 5. 5. 1969, leg. Krivoszapov.

Kein weiteres Material.

Artvergleich: Die neue Art gehört aufgrund der Strukturmerkmale des Hypopygiums zur unmittelbaren *B. brunnipes*-Verwandtschaft. Arttypisch sind die nackte y, die auffallend lange und weißliche Behaarung der ventralen Valvenmitte, das kleine Zähnchenfeld der Genitalplatte und die weißliche Behaarung des Mesonotums.

Der Holotypus befindet sich in der Sammlung Mohrig, Greifswald.

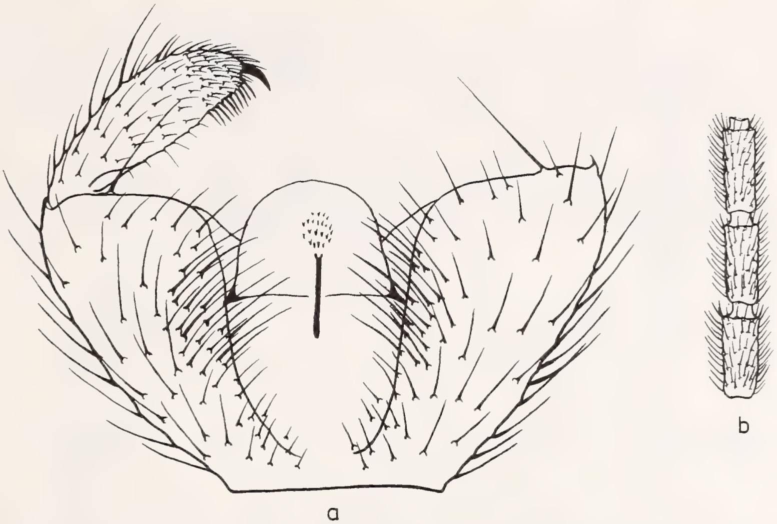


Abb. 6: *Bradysia inversa* Moh. & Menz. sp. n., ♂. a) Hypopygium; b) 3.—5. Fühlergeißelglied.

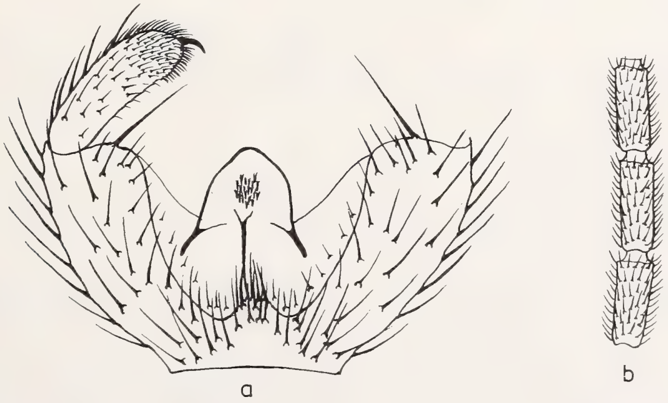


Abb. 7: *Bradysia longicubitalis* (Ldf.), ♂. a) Hypopygium; b) 3.—5. Fühlergeißelglied.

Bradysia longicubitalis (Lengersdorf), Abb. 7

Cratyna longicubitalis Lengersdorf, 1924 — Wien. Ent. Ztg. 41 (4—10): 88.

= *Bradysia* (*Neosciara*) *cinereovittata* Frey, 1948 — Notul. Ent. 27 (2—4): 53; 76; Taf. 5, Fig. 28, syn. nov.

Literatur: *Bradysia* (*Neosciara*) *cinereovittata* Frey — Tuomikoski 1960: 140—141.

Die Typexemplare beider Arten wurden verglichen, die Identität ist zweifelsfrei. Die von Lengersdorf für die Einordnung in die Gattung *Cratyna* herangezogene „Gabelung von r_5" seiner *C. longicubitalis* ist ein bei verschiedenen Arten manchmal auftretendes atavistisches Merkmal, das der ursprünglichen r_4 entspricht. Es ist ohne art- oder gattungscharakteristische Bedeutung.

Der Bewertung lagen 15 Exemplare zugrunde.

Verbreitung: Deutschland: 1 ♂, 2 ♀, Berlin-Jungfernheide, leg. Ude; 1 ♂, Eberswalde, leg. Menzel; 2 ♂, Fischbachtal bei Schleusingen, leg. Menzel; 1 ♂, Sachsen, Eisenberg bei Guttau, leg. Röschmann; 2 ♂, Sachsen, Rietschen, NSG Niederspree, leg. Röschmann; 1 ♂, Brandenburg, leg. Röschmann; Österreich: 2 ♂, Villach/Kärnten, leg. Röschmann; Lettland: 2 ♂, leg. Spungis; Rußland: 1 ♂, Ferner Osten, Gorny Altai bei Artybasch, leg. M. Krivosheina.

Weitere Nachweise: England (Freeman 1983), Finnland (Tuomikoski 1960).

Der Holotypus von *Cratyna longicubitalis* Lfd. befindet sich im Alexander-Koenig-Museum, Bonn, das Typenmaterial von *Bradysia cinereovittata* Frey im Zoologischen Museum der Universität Helsinki.

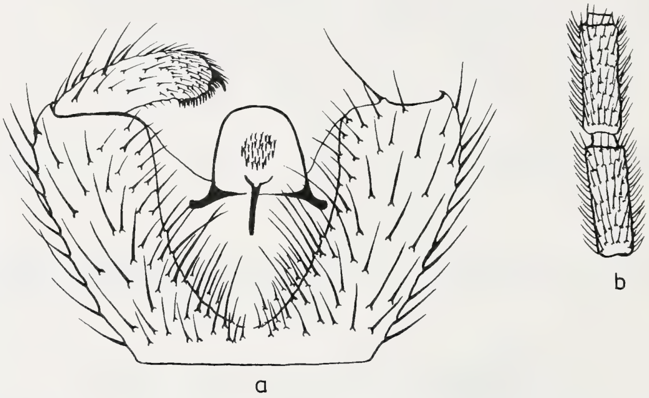


Abb. 8: *Bradysia lutaria* (Winn.), ♂. a) Hypopygium; b) 3. und 4. Fühlergeißelglied.

Bradysia lutaria (Winnertz), comb. nov., Abb. 8

Sciara lutaria Winnertz, 1869 — Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, 19: 665—668.

= *Bradysia postbicolor* Mohrig & Krivosheina, 1983 — Zool. Jb. Syst., 110: 161; 160, Abb. 4a—b, syn. nov.

Diese Winnertzsche Art konnte nach ihrer Beschreibung lange nicht identifiziert werden. Jetzt wurde in der Sciaridensammlung des Deutschen Entomologischen Instituts in Eberswalde das Originalmaterial von Winnertz aus der Kollektion Beling aufgefunden. Sie stimmen vollständig mit *B. postbicolor* Moh. & Kriv. überein. Der Winnertzsche Name weist außerdem auf die auffällige Färbung dieser großen und schönen Art hin. Sie ist gut charakterisiert durch honigfarben aufgehellte Thoraxseiten, fast vollständig mit Makrotrichien besetzte y-Ader, gruppentypisches Hypopygium ohne Basallobus und ohne auffallende Behaarung der Valveninnenseiten, in der Basalhälfte der Ventralseite fein und lang, aber nicht dicht behaart. Der Bewertung lagen 15 Exemplare zugrunde.

Verbreitung: Deutschland: 6 ♂, 6 ♀, Seesen am Harz, leg. Beling (Typenmaterial von *S. lutaria* Winnertz); Rußland: 2 ♂, Gebiet Kasnodar, leg. Krivosheina (Typenserie von *B. postbicolor* Moh. & Kriv.); Tschechische Republik: 1 ♂, leg. Bartak.

Lectotypus und Paralectotypen (5 ♂, 6 ♀) befinden sich im Deutschen Entomologischen Institut, Eberswalde; 1 Paralectotypus (♂) im Alexander-Koenig-Museum, Bonn.

Bradysia reflexa Tuomikoski, Abb. 9

Bradysia reflexa Tuomikoski, 1960 — Ann. zool. Soc. Vanamo 21 (4): 140, 138, Abb. 32a.

Tuomikoski beschrieb diese auffallende Art nach 3 Exemplaren. Uns lag das Präparat 226 aus der Sammlung Frey vor (von ihm als *B. brunnipes* ausgewiesen; = Lectotypus), welches

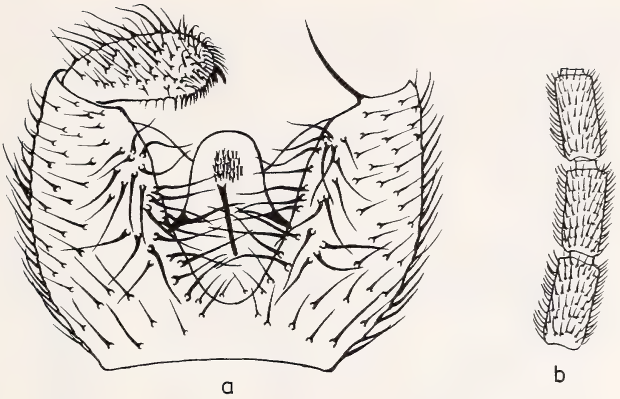


Abb. 9: *Bradysia reflexa* Tuomik., ♂. a) Hypopygium; b) 3.—5. Fühlergeißelglied.

Tuomikoski in die Artbeschreibung einbezog. Die Art ist eindeutig charakterisiert durch die auffällig wirre Behaarung der Valveninnenseiten und der Styli, wodurch sie sich von anderen Arten der *B. brunnipes*-Gruppe unterscheidet. Die Genitalplatte ist jedoch gruppentypisch. Ihre bisher isolierte Stellung ist durch die sehr nahe stehende *B. xenoreflexa* Moh. & Bart. aufgehoben.

Der Bewertung lagen 6 Exemplare zugrunde.

Verbreitung: Deutschland: 1 ♂, Berlin, leg. Oldenberg; 1 ♂, Schleusingen, leg. Menzel; Rußland: 1 ♂, Moskau, leg. Bartak; Tschechische Republik: 1 ♂, Kosecke, leg. Bartak; Österreich: 1 ♂, leg. Strobl.

Der Lectotypus befindet sich im Naturkundemuseum der Universität Helsinki.

Bradysia sicelidis Mohrig & Bartak, Abb. 10

Bradysia sicelidis Mohrig & Bartak, 1994 — Reichenbachia (im Druck).

Die Art ist nach den Strukturmerkmalen des Hypopygiums ein typischer Vertreter der *B. brunnipes*-Verwandtschaft. Die geringe Größe hat sie gemeinsam mit *B. subbrunnipes* Moh.

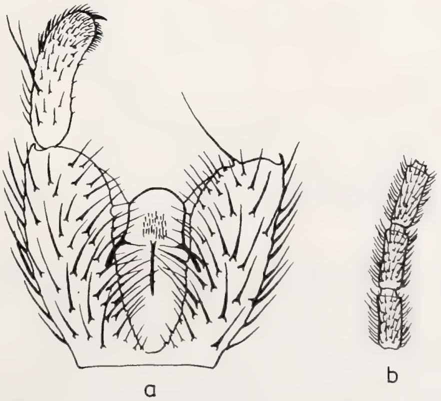


Abb. 10: *Bradysia sicelidis* Moh. & Bart., ♂. a) Hypopygium; b) 3.—5. Fühlergeißelglied.

& Hell. Sie ist charakterisiert durch die durchweg dunkle Behaarung des Mesonotums, die honigfarbenen Aufhellungen der pleuralen Sklerite des Thorax sowie der Coxen und des Abdomens, den geringen Makrotrichienbesatz der y und die kräftigen, dunklen und langen Borsten der ganzen Valveninnenseiten.

Verbreitung: Italien: 1 ♂, Insel Sizilien, leg. Bartak.

Der Holotypus befindet sich in der Sammlung Mohrig, Greifswald.

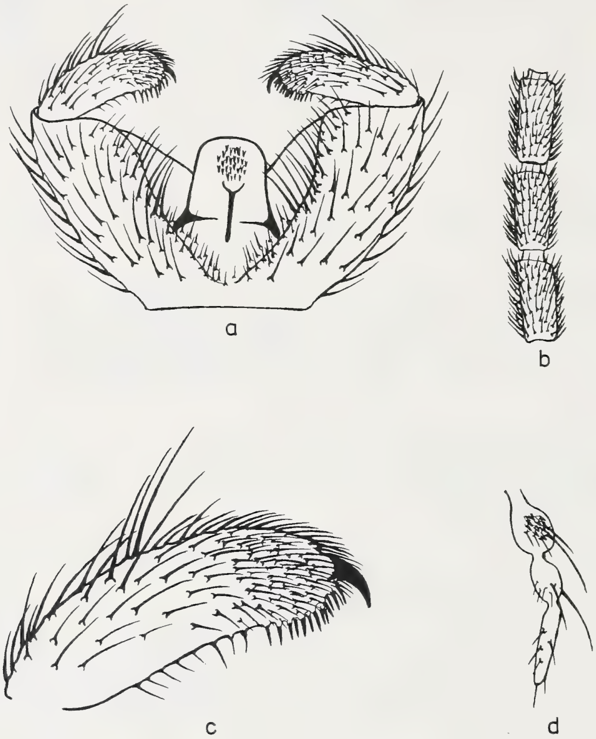


Abb. 11: *Bradysia subbrunnipes* Moh. & Hell., ♂. a) Hypopygium; b) 3.—5. Fühlergeißelglied; c) Stylus; d) Palpus.

Bradysia subbrunnipes Mohrig & Heller, Abb. 11 u. 13

Bradysia subbrunnipes Mohrig & Heller, 1992 — in: Heller & Mohrig 1992: Ent. Nachr. u. Ber. 36: 37—42.

Diese Art ist gewissermaßen die kleinere Ausgabe von *B. lutaria* (Winn.) und ein typischer Vertreter der *B. brunnipes*-Gruppe. Von *B. lutaria* unterscheidet sie sich außer der sehr geringen Größe durch kurze Fühlergeißelglieder und eine längere Behaarung des Mittelteils der Valveninnenseiten; von der in der Größe vergleichbaren *B. sicelidis* Moh. & Bart. durch die vollständig mit Makrotrichien besetzte y, viel schwächere Behaarung der Valven und kürzere Fühlergeißelglieder.

Verbreitung: Deutschland: 1 ♂, Bornhöved bei Kiel, leg. Heller.

Der Holotypus befindet sich in der Sammlung Mohrig, Greifswald.

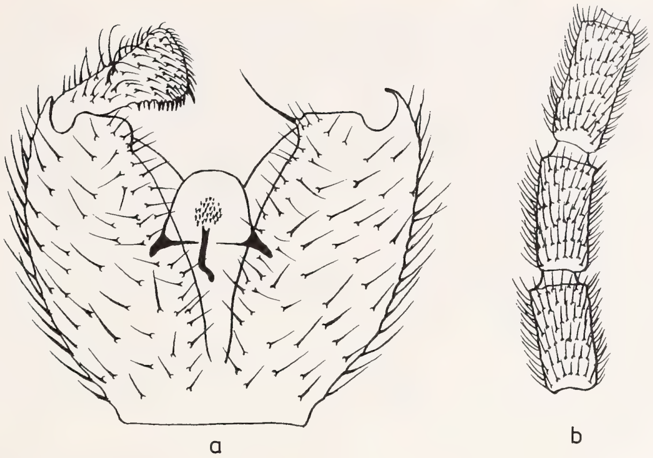


Abb. 12: *Bradysia xenoreflexa* Moh. &. Bart., ♂. a) Hypopygium; b) 3.—5. Fühlergeißelglied.

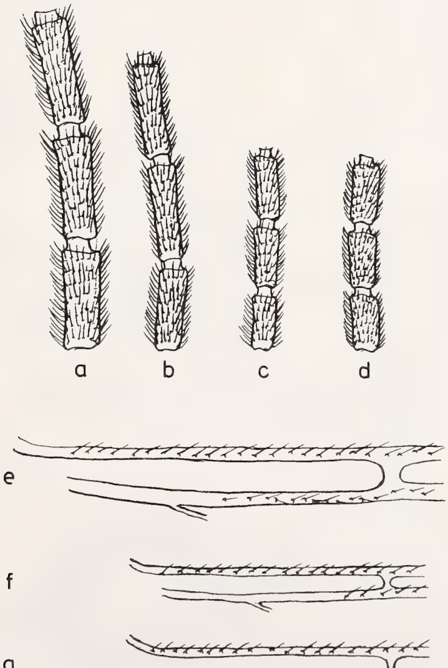


Abb. 13: Vergleich der 3.—5. Fühlergeißelglieder und der x/y-Abschnitte an der Flügelbasis. a) *B. bicolor* (Meig.); b) *B. lutaria* (Winn.); c) *B. sicelidis* Moh. & Bart.; d) *B. subbrunnipes* Moh. & Hell.; Vergleich der x/y-Abschnitte: e) *B. lutaria* (Winn.); f) *B. sicelidis* Moh. & Bart.; g) *B. subbrunnipes* Moh. & Hell.

Bradysia xenoreflexa Mohrig & Bartak, Abb. 12

Bradysia xenoreflexa Mohrig & Bartak, 1994; Reichenbachia (im Druck).

Die durch die Stylusform und die Behaarung des Hypopygiums ungewöhnliche Art steht *B. reflexa* Tuomik. sehr nahe. Sie unterscheidet sich aber eindeutig durch die kurze Behaarung der ventralen Valven und durch die Form der Styli. Es lagen 6 Exemplare vor.
Verbreitung: Frankreich: 1 ♂, Pic Long, leg. Bartak; Italien: 2 ♂, Sizilien, leg. Bartak u. Gerecke; 1 ♂, Palava, leg. Bartak; Usbekistan: 2 ♂, Cimgan, leg. Bartak.

Der Holotypus befindet sich in der Sammlung Mohrig, Greifswald.

2. Die Arten vom *B. forficulata*-Typ

Bradysia forcipulata (Lundbeck), Abb. 14

Sciara forcipulata Lundbeck, 1898 — Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren. 5 (8): 244—245; Taf. 5, Fig. 3.

= *Sciara humicola* Lundbeck, 1898 — Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren. 5 (8): 252—253, Taf. 5, Fig. 10, syn. nov.

= *Bradysia moestula* Tuomikoski, 1960 — Ann. zool. Soc. Vanamo 21 (4): 142, syn. nov.

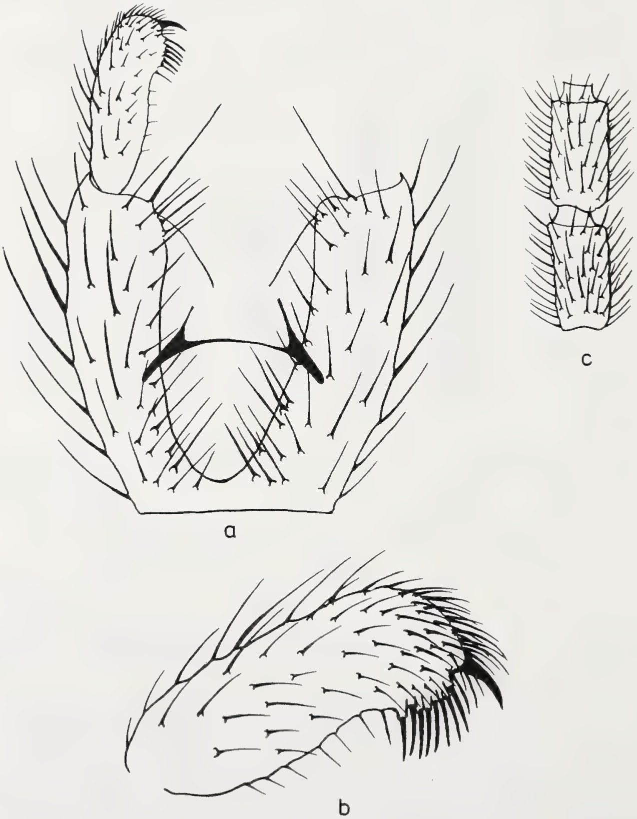


Abb. 14: *Bradysia forcipulata* (Lundb.), ♂. a) Hypopygium; b) Stylus; c) 3. und 4. Fühlergeißelglied.

Literatur: *Lycoria* (*Neosciara*) *forcipulata* (Lundbeck) sensu Lengersdorf 1928—30: p. 49, Textfig. 23; *Bradysia* (*Chaetosciara*) *forcipulata* (Lundbeck) — Frey 1948: p. 63 und 83, Tafel XVI, Fig. 94; *Bradysia* (*Neosciara*) *moesta* Frey (ex part)-Frey 1948: 54 und 78, Taf. VIII, Fig. 44; *Bradysia moestula* Tuomikoski — Menzel, Mohrig & Groth 1990: 363; *Bradysia forcipulata* (Lundbeck) — Tuomikoski 1960: p. 142.

Die Art wurde von Lundbeck aus Grönland beschrieben. Die Typenserie lag uns zur Bearbeitung vor. Alle Exemplare sind identisch und stimmen mit dem Lectotypus von *B. moestula* Tuomik. 1960, (Kuusamo, Juuma, 4. VII. 1958) überein, so daß *B. moestula* Tuomik. als Synonym von *B. forcipulata* (Lundb.) anzusehen ist.

Das Präparat Nr. 8338 von Frey haben wir nicht überprüfen können. Die Art unterscheidet sich von der sehr ähnlichen *B. Moesta* Frey durch eine längere weißliche Behaarung an der seitlichen Basis der Valveninnenseiten (nicht der Basis des Hypopygiums). Die Styli haben mehr apikale Dörnchen (8—9) auf einer weniger deutlichen Vorwölbung, und die Fühlergeißelglieder scheinen deutlich kürzer zu sein.

Verbreitung: Bisher nur Grönland und Finnland.

Lectotypus (♂) und Paralectotypen (4 ♂, 5 ♀) befinden sich im Zoologischen Museum Kopenhagen.

Bradysia forficulata (Bezzi), Abb. 15

Sciara forficulata Bezzi, 1914 — Atti Soc. ital. Sci. nat. 53 (2): 210—211; Fig. 1—2.

Nachbeschreibung:

♂ **Kopf:** Augenbrücke in der Mitte zweireihig, seitlich einreihig. Fühler sehr lang, Glieder zur Fühlerspitze verschmälert; 4. Fühlergeißelglied fast 5mal so lang wie breit, gebogen und etwas

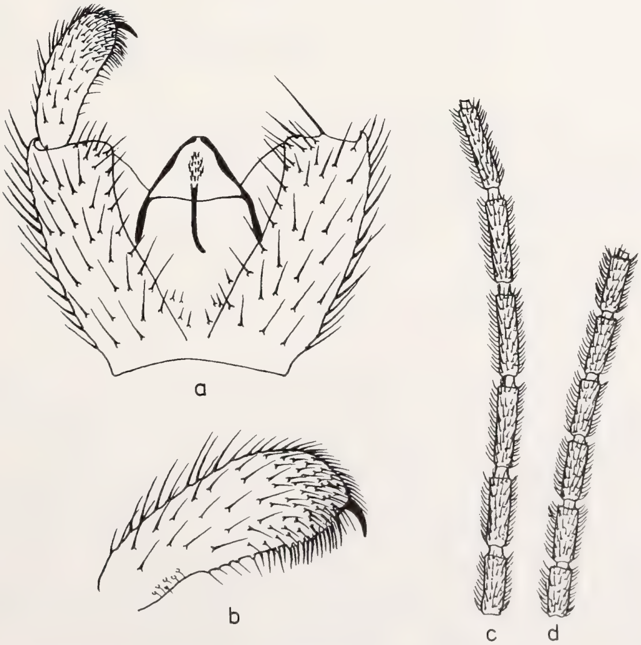


Abb. 15: *Bradysia forficulata* (Bezzi) und *B. nocturna* Tuomik. ♂. *B. forficulata* (Bezzi): a) Hypopygium; b) Stylus; c) 2.—7. Fühlergeißelglied. *B. nocturna* Tuomik.: d) 2.—7. Fühlergeißelglied.

kürzer als die Gliedbreite behaart. Palpen 3gliedrig, Grundglied keulig, mit mehreren Borsten, eine davon länger; Sensillenfleck grubig vertieft und dunkel; 2. Glied elliptisch, mit mehreren kurzen und einer längeren Borste; 3. Glied schmal, doppelt so lang wie das 2. Glied.

Thorax: Thoraxsklerite und Coxen braun, Mesonotum hellbräunlich behaart; laterale und skutellare Borsten lang, hellbraun. Flügel hell; c = 2/3 w; r_1 lang, = r und gegenüber der m-Gabel in c mündend; y länger als x, mit 2—3 Makrotrichien; m_1 so lang wie m-Stiel, m-Gabel schmal. Halteren bräunlich. Tibia p_1 mit mäßig breitem Kamm. Klauen ungezähnt.

Abdomen: nicht lang bräunlich behaart. Hypopygium basal ohne Lobus oder Borstengruppe, ventrale Valveninnenseiten kurz behaart; Styli zur Spitze etwas keulig verbreitert (nicht *brunnipes*-typisch), mit gebogenem Spitzenzahn, darunter bis zur Mitte dicht mit Dornborsten besetzt, Spitze dicht pelzig behaart. Genitalplatte stumpfkegelig gerundet, mit kräftig sklerotisierter Basis; Zähnchenfeld schmal, Zähnchen einspitzig; Aedoeagus lang.

Größe: 4—5 mm.

♀. vorhanden.

Die Art wurde bisher ausschließlich in unterirdischen Räumen (Keller, Klein- und Großhöhlen natürlichen und anthropogenen Ursprungs) gefunden. Uns liegt ein großes Material aus diversen Höhlen des Harzes vor, das völlig homogen in der Merkmalsausprägung ist. Oft handelt es sich bei den Fundstellen um Kleinhöhlen von 30—50 m Länge, die im Endteil gerade die Dunkelzone erreichen. Die dort gefundenen Exemplare unterscheiden sich nicht von Populationen in natürlichen oder künstlichen Großhöhlen. Charakteristisches Merkmal sind immer die extrem verlängerten Fühlergeißelglieder. In allen anderen Merkmalen gleicht die Art der von Tuomikoski (1960) beschriebenen *B. nocturna*. Die wenigen Unterschiede sind ausschließlich quantitativ. *B. nocturna* Tuomik. hat kürzere Fühlergeißelglieder, eine etwas breitere Augenbrücke, die lateralen und skutellaren Borsten des Mesonotums sind etwas stärker und dunkler, die Styli etwas kürzer, die subapikalen Dornborsten weniger dicht und mehr dornförmig, die Valven etwas länger behaart. Da auch Populationen in Kleinsthöhlen keine Variationen in der Fühlerlänge aufweisen, werden beide weiterhin als Arten betrachtet (vergl. auch *B. nocturna* Tuomikoski, 1960: S. 141—142). Da bei anderen höhlenbewohnenden Sciariden mit oberirdischer Population Tendenzen zur Fühlerverlängerung bekannt sind, können nur Zuchtversuche Aufschluß über den Artstatus geben, der wahrscheinlich nicht aufrecht zu erhalten ist.

Der Untersuchung lagen mehrere hundert Exemplare aus mittel- und süddeutschen Höhlen zugrunde. Bei den im Apfelstädter Ried/Thüringen (Menzel & Mohrig 1991) als *B. forficulata* ausgewiesenen Exemplaren handelt es sich tatsächlich um *B. nocturna* Tuomik., so daß bisher aus Deutschland kein Freilandfund existiert.

Verbreitung: Häufig bis massenhaft in natürlichen und künstlichen Groß- und Kleinhöhlen Mittel- und Südwesteuropas.

Bradysia moesta Frey, Abb. 16

Bradysia (*Neosciara*) *moesta* Frey, 1948 — Notul. Ent. 27 (2—4): 54 und 78; Taf. 8, Fig. 43.
= *Bradysia* (*Neosciara*) *albosetosa* Frey, 1948 — Notul. Ent. 27 (2—4): 54 und 78; Taf. 7, Fig. 42, syn. nov.

Literatur: *Bradysia moesta* Frey — Tuomikoski 1960: p. 142; *Bradysia albosetosa* Frey — Tuomikoski 1960: p. 74.

Der Lectotypus, Präp.-Nr. 8337 (Kangasala, Finnland) sowie ein zweites Exemplar der Sammlungsnummer 8334 lagen uns zur Untersuchung vor und werden als identisch betrachtet. Tuomikoski (1960, p. 74) hat *B. albosetosa* Frey als Mischart erkannt. Von den zwei als *B. albosetosa* Frey ausgewiesenen Präparaten ist nach Fundortvergleich das Exemplar Nr. 2257, Typennummer 8334, der Lectotypus und identisch mit *B. moesta* Frey, was Tuomikoski entgangen ist. Das zweite Exemplar Nr. 8335 aus der Typenserie ist eine Fehlzuordnung des Autors, so daß die Synonymisierung von Tuomikoski (1960, p. 74; *B. albosetosa* als Synonym von *L. leucotricha* Tuomikoski) inkorrekt ist.

Auffallendes Merkmal von *B. moesta* Frey ist die dichte und lang weißliche Behaarung der unmittelbaren Hypopygiumsbasis, die außerdem grobporige Insertionsstellen besitzt. Die Styli sind gestreckt, und unter dem Spitzenzahn stehen auf einer leichten Vorwölbung 7—8 recht

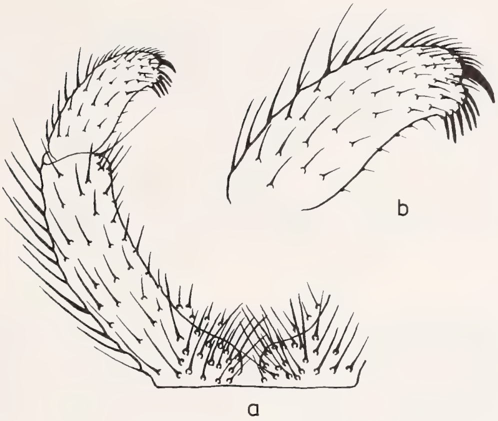


Abb. 16: *Bradysia moesta* Frey, ♂. a) Hypopygium; b) Stylus.

lange Dorne (keine Dornborsten). Die Genitalplatte ist stumpfkegelig gerundet, mit stark sklerotisierter Basis und rundlichem Zähnchenfeld. Die Zähnchen sind einspitzig, der Aedoeagus mäßig lang und kräftig. Die Art ist durch die Bedornung der Styli und die langen Haare an der Basis des Hypopygiums eindeutig charakterisiert.

Verbreitung: Bisher nur in zwei Exemplaren aus Finnland bekannt.

Der Lectotypus befindet sich im Zoologischen Museum der Universität Helsinki.

Bradysia nocturna Tuomikoski, Abb. 15d

Bradysia nocturna Tuomikoski, 1960 — Ann. zool. Soc. Vanamo 21 (4): 141—142; 138, Abb. 32f.

Die von uns untersuchten Typexemplare (Lectotypus und 1 Paralectotypus: Vihti, Vihtijärvi, 19. VIII. und 3. V. 1959) stimmen völlig überein mit den vorliegenden Exemplaren aus Deutschland, der Tschechischen Republik und Österreich. Der einzige gravierende Unterschied zu *B. forficulata* (Bezzi) liegt in der konstant kürzeren Länge der Fühlergeißelglieder (4. Fühlergeißelglied 3,0mal so lang wie breit oder wenig länger).

Die anderen Merkmale stimmen mit der Originalbeschreibung überein. Die mehr quantitativen Unterschiede zu *B. forficulata* sind bei dieser Art aufgeführt.

B. nocturna Tuomik. wurde ausschließlich oberirdisch in Buchenwäldern und auf Äckern erbeutet. Der Bearbeitung lagen 19 Exemplare zugrunde.

Verbreitung: Deutschland: 2 ♂, Greifswald, leg. Treetz; 1 ♂, Zachow bei Neubrandenburg, leg. Lembke; 1 ♂, Rotbuchenforst bei Göttingen, leg. Hövemeyer; 12 ♂, Apfelstädter Ried/Thüringen, leg. Weipert und Hartmann, determiniert als *B. forficulata* (Bezzi) in Menzel und Mohrig 1991 (Fehlbestimmung); 1 ♂, Mainz, Lennebergwald, leg. Feldmann; Tschechische Republik: 1 ♂, Stary Brunst, leg. Bartak; Österreich: 1 ♂, Innsbruck, leg. Troger.

Weitere Nachweise: Finnland.

Lectotypus (♂) und Paralectotypen (8 ♂, 4 ♀) befinden sich im Zoologischen Museum der Universität Helsinki.

Bradysia strenua (Winnertz), comb. nov., Abb. 17

Sciara strenua Winnertz, 1867 — Monogr. Sciarinen, Wien: 1—187.

Nachbeschreibung:

♂ **Kopf:** Augenbrücke schmal, in der Mitte 2—3reihig, seitlich fast einreihig. 4. Fühlergeißelglied 2,4mal so lang wie breit, borstig abstehend und fast so lang wie die Gliedbreite behaart.

Palpen 3gliedrig; Grundglied mit grubig vertieftem und dunklem Sensillenfleck und mehreren Borsten, eine davon lang; 2. Glied elliptisch; 3. Glied 1,5mal so lang wie das 2. Glied.

Thorax: Thoraxsklerite, Coxen und Beine dunkel. Mesonotum fast weißlich (hellbräunlich) behaart, auch die stärkeren lateralen und skutellaren Borsten hell. Flügel leicht gebräunt; c = 2/3 w; r_1 kurz, = 2/3 r und weit vor der m-Gabel in c mündend; y = x, beide nackt; m_1 kürzer als m-Stiel. Halteren gelbbraun. Tibia p_1 mit mäßig breitem Borstenkamm. Klauen ungezähnt.

Abdomen: hellbräunlich behaart. Hypopygium ventral auf der Innenseite der Valven kurz und spärlich behaart; Styli an der Spitze etwas keulig erweitert, im subapikalen Drittel mäßig dicht mit Dornborsten besetzt, über dem gebogenen Spitzenzahn dicht behaart. Genitalplatte stumpf-kegelig, mit schmalem Band recht grober Zähnchen. Aedoeagus mäßig lang.

Größe: 3 mm.

♀. vorhanden.

Verbreitung: Deutschland: 1 ♂, 9. 11. 1989, Naturhöhle Feengrotte bei Saalfeld, Barberfallenfang, leg. Eckert; 3 ♂, Braunschweig, aus Maisblättern gezogen, leg. Weber; 1 ♂, 28. 5. 1980, Niederrhein, Acker, leg. Fritz; 2 ♂, 4. 10. 1985, Insel Hiddensee, leg. I. Groth; 3 ♂, 4 ♀, Berlin-Dahlem, Ende Februar 1937 aus faulenden Kartoffeln, leg. Kemper; 1 ♂, Hochsauerland, Schmallenberg, Fichtenwald, Barberfalle, 1988, leg. Grundmann; 1 ♂, 2. 5. 1989, Halle-Mötzlich, Gelbschalenfang in Wintergerste, leg. Stark; 8 ♂, 7 ♀, 5.—8. 3. 1956, Chemnitz, Larven aus Bohnenwurzeln; 1 ♂, Juli 1990, Altenschlirf, Hoher Vogelsberg, Barberfalle, leg. Grundmann.

Zu dieser Art gehören auch die von Froese (1992) als *B. moestula* Tuomik. ausgewiesenen Exemplare. Die Art scheint Freiflächen und Äcker zu bevorzugen. Die Larven sind herbivor,

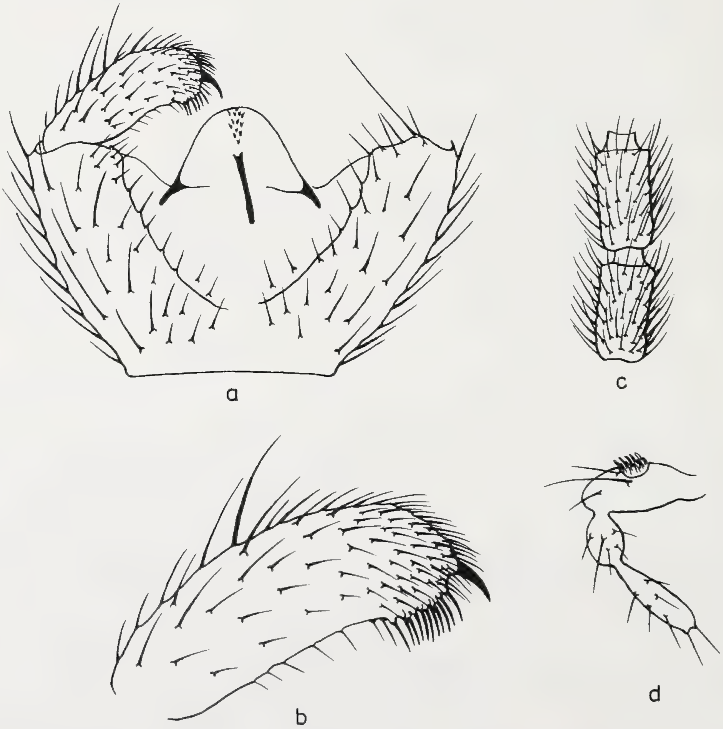


Abb. 17: *Bradysia strenua* (Winnertz), ♂. a) Hypopygium; b) Stylus; c) 3. und 4. Fühlergeißelglied; d) Palpus.

vielleicht auch minierend. Die Art ähnelt in der Form der Styli und dem subapikalen Besatz mit Dornborsten sowie dem grubig vertieften Sensillenfeld *B. forficulata* (Bezzi) und *B. nocturna* Tuomik. Von beiden unterscheidet sie sich durch die geringere Größe, die kurze r_1, den fehlenden Makrotrichienbesatz auf y und die kürzeren Fühlergeißelglieder.

Der Holotypus aus der Kollektion Winthem befindet sich im Naturhistorischen Museum Wien.

3. Die Arten vom *B. submoesta*-Typ

Bradysia compacta Mohrig & Menzel sp. n., Abb. 18

♂ **Kopf:** Augenbrücke in der Mitte 3reihig, seitlich verschmälert. 4. Fühlergeißelglied 2,2mal so lang wie breit, mit kurzem Halsteil; Behaarung recht dicht und etwas kürzer als die Gliedbreite. Palpen 3gliedrig; Grundglied keulig und nicht sehr groß, mit kleinem Sensillenfleck, wenigen groben Sensorien und mit mehreren Borsten (eine davon länger); 2. Glied eiförmig, eine Borste länger; 3. Glied 1,5mal so lang wie das 2. Glied. Gesichtsbehaarung recht lang und borstig.

Thorax: Thoraxsklerite, Coxen und Beine dunkel. Mesonotum kurz und dunkel behaart, laterale und skutellare Borsten wenig stärker. Postpronotum nackt; Antepronotum und prothorakales Episternit kurz und spärlich behaart. Flügel gebräunt; c = 2/3 w; r_1 = 2/3 r; y = x, x nackt und y zur Hälfte mit Makrotrichien besetzt; hintere Flügeladern ohne Makrotrichien und kräftig. Halteren braun. Tibia p_1 mit Borstenkamm. Klauen ungezähnt.

Abdomen: Hypopygium mit kurzen und kräftigen Valven, ventrale Innenseiten recht dicht, aber nicht sehr lang behaart; Styli kurz und kräftig, außen stark gerundet, unter dem Spitzen-

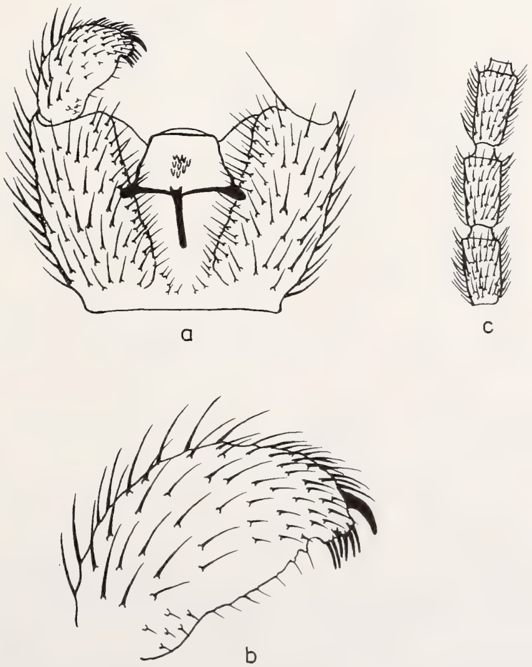


Abb. 18: *Bradysia compacta* Moh. & Menz. sp. n., ♂. a) Hypopygium; b) Stylus; c) 3.—5. Fühlergeißelglied.

zahn etwas lobusartig vorgewölbt und mit 7—8 pfriemförmigen Dornen besetzt. Genitalplatte breit, apikal abgestutzt und mit kleinem Feld grober Zähnchen. Aedoeagus lang und kräftig.

Größe: 4 mm.

♀. im Präparat vorhanden.

Locus typicus: Deutschland, Thüringer Wald, Vessertal.

Holotypus: 1 ♂, 9. 6. 1987, Emergenzfalle, leg. Bellstedt.

Paratypus: 1 ♀, gleicher Fang; 1 ♂, 30. 5. 1989, Rußland, Zvenigorod bei Moskau, Käscherfang, leg. Bartak.

Artvergleich: Die neue Art erinnert durch die kurzen und kompakten Styli sowie die Form der Genitalplatte an *B. magnifica* Moh., ist von dieser Art durch die andersartige Stylusbedornung und fehlenden Basallobus eindeutig zu unterscheiden.

Das Typenmaterial befindet sich in der Sammlung Mohrig, Greifswald, und in der Sammlung des Deutschen Entomologischen Institutes in Eberswalde.

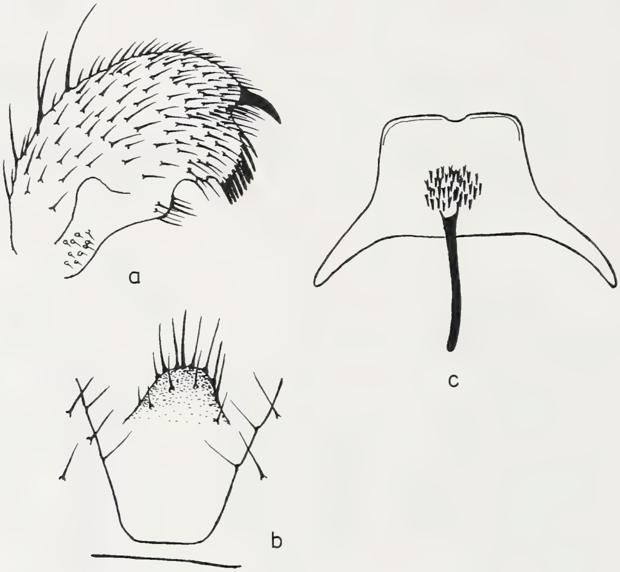


Abb. 19: *Bradysia magnifica* Moh. & Menz., ♂. a) Stylus; b) Basis des Hypopygiums; c) Genitalplatte und Aedoeagus.

Bradysia magnifica Mohrig & Menzel, Abb. 19

Bradyssia magnifica Mohrig & Menzel, 1994 — Beitr. Ent. 44 (1) (im Druck), — nom. nov. pro *Phytosciara melanura* Mohrig & Krivosheina, 1983 — Zool. Jb. Syst., 110: 147; 146, Abb. 5a—d, preocc.: nec *Bradysia melanura* Mohrig & Mamaev, 1982.

Die Gattungszugehörigkeit dieser Art wurde aufgrund der Stylusbedornung, der eigenartigen Form der Genitalplatte und des Besitzes eines Basallobus auf der ventralen Membran des Hypopygiums bei der Erstbeschreibung falsch gedeutet. Es handelt sich zweifellos um eine *Bradysia*-Art. Die Einordnung in die *brunnipes*-Gruppe ist nicht unproblematisch, da in dieser Gruppe zwar basale Borstengruppen auftreten können, ein an die *rufescens*-Gruppe erinnernder Basallobus jedoch bisher nicht beobachtet wurde. Der Basallobus von *B. magnifica* sitzt aber auf der basalen Membran des Valvengrundes und hat nicht wie bei den Arten der *B.*

rufescens-Gruppe Verbindung zur sklerotisierten Basis des Hypopygiums. Für eine Zuordnung sprechen die Stylusform, die Form der Genitalplatte und des Zähnchenfeldes, die nicht zur *rufescens*-Gruppe passen, aber mit der nachfolgenden Art und *B. submoesta* Moh. & Kriv. Übereinstimmung zeigen. Bei den mittelasiatischen Exemplaren ist der Basallobus zum Teil als häutiger Lappen verlängert.

Der Untersuchung lagen der Holotypus und 3 weitere Exemplare aus Usbekistan (3 ♂, Amankutan, leg. Bartak) zugrunde.

Das Material befindet sich in der Sammlung Mohrig, Greifswald.

Bradysia submoesta Mohrig & Krivosheina, Abb. 20

Bradysia submoesta Mohrig & Krivosheina, 1989 — Zool. Jb. Syst., 116 (4): 419; 418, Abb. 8a—c.

Die Art erinnert durch die Stylusbedornung deutlich an *B. moesta* Frey. Die bei dieser Art sich andeutende Verstärkung der Subapikaldorne ist hier noch ausgeprägter und unterstreicht eine zunehmende Isolierung vom typischen *brunnipes*-Gruppenbild. Auffallend verändert ist auch die Genitalplatte, die breit und apikal abgestutzt ist.

Den Untersuchungen lagen der Holotypus und 1 Paratypus aus Litauen (Berzpils) und Rußland (Krasnodar) sowie ein Exemplar aus der Tschechischen Republik (1 ♂, Kostelni, leg. Bartak) zugrunde.

Das Material befindet sich in der Sammlung Mohrig, Greifswald.

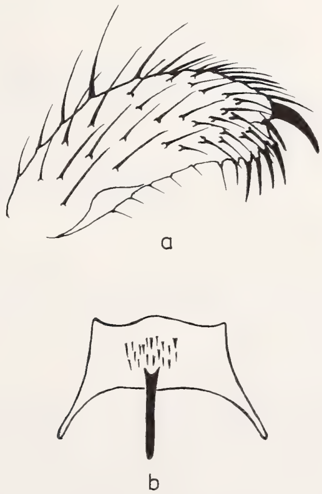


Abb. 20: *Bradysia submoesta* Moh. & Kriv., ♂. a) Stylus; b) Genitalplatte.

Anhang

Bradysia zetterstedti Mohrig & Menzel sp. n., Abb. 21

Literatur: *Bradysia* (*Neosciara*) *picipes* (Zett.) sensu Frey 1948 — Notul. Ent. 27 (2—4): 52 und 77; Taf. 6, Fig. 33.

Das von Frey als *B. picipes* abgebildete ♂ stammt aus den Alpen. Uns liegen 7 ♂ und 1 ♀ vor, die alle ebenfalls in den Alpen erbeutet wurden. Die Hypopygien, besonders die Form und Bedornung der Styli, stimmen mit der Abbildung von Frey voll überein. *Bradysia picipes* (Zett.) ist dagegen ein Synonym von *B. brunnipes* (Meig.).

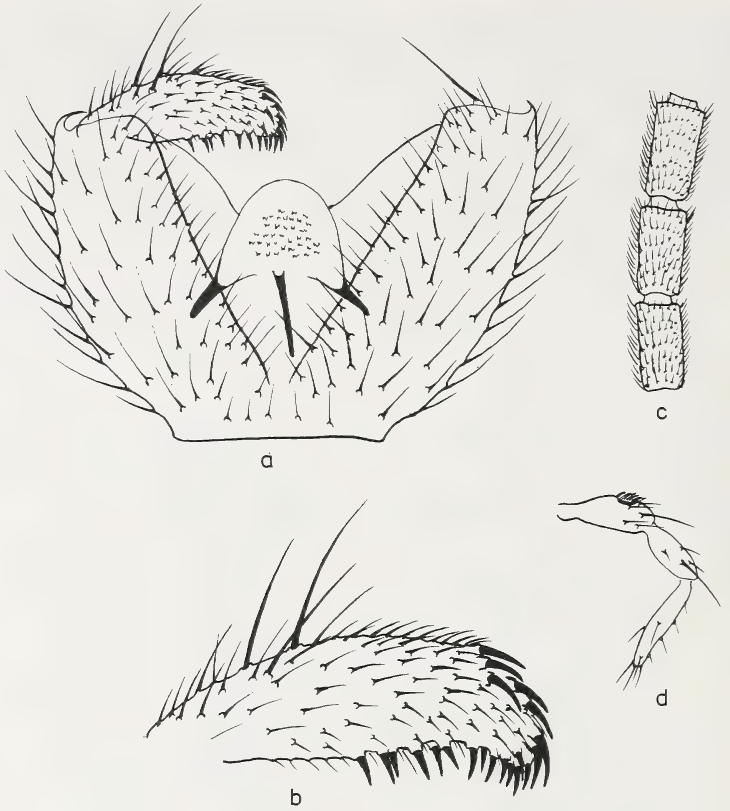


Abb. 21: *Bradysia zetterstedti* Moh. & Menz. sp. n., ♂. a) Hypopygium; b) Stylus; c) 3.—5. Fühlergeißelglied; d) Palpus.

♂ **Kopf:** Augenbrücke 4reihig. 4. Fühlergeißelglied 2,0mal so lang wie breit, kurz anliegend behaart und mit äußerst kurzem Halsteil. Palpen 3gliedrig; Grundglied schmal-keulig, mit leicht grubig vertieftem Sensillenfleck und mehreren Borsten, eine deutlich länger; 2. Glied fast doppelt so lang wie breit, 3. Glied sehr lang und schmal. Clypeus deutlich behaart.

Thorax: Thoraxsklerite, Coxen und Beine dunkel. Mesonotum dicht und dunkel behaart, einige laterale und zwei skutellare Borsten deutlich stärker. Postpronotum nackt; Antepronotum und prothorakales Episternit mäßig lang und recht fein behaart. Flügel gebräunt; $c = 2/3\ w$; $r_1 = 2/3\ r$; $y = x$, y ganz (teilweise auch x) mit Makrotrichien besetzt; m-Gabel schmal; m_1 etwas länger als m-Stiel. Halteren dunkel. Tibia p_1 mit breitem Borstenkamm. Klauen ungezähnt.

Abdomen: dunkel behaart. Hypopygium ohne Basallobus oder Borstengruppe; ventrale Valveninnenseiten gleichmäßig und recht fein behaart; Styli verhältnismäßig schmal, apikal und subapikal stark und grob bedornt, ohne Spitzenzahn; die pfriemförmigen und an der Stylusspitze gebogenen Dorne sind meist auf die Stylusoberseite verlagert, auf der Innenseite stehen sie bis in Stylusmitte. Genitalplatte gerundet, apikal etwas verschmälert, mit großem Feld mehrspitziger Zähnchen. Aedoeagus lang.

Größe: 4 mm.

♀. vorhanden.

Locus typicus: Schweiz, Unterengadin, Ramosch.

Holotypus: 1 ♂, 19. 8.—15. 10. 1980, 1100—1300 m, Barberfalle, leg. Thaler.

Paratypen: 3 ♂, gleicher Fang; 2 ♂, 1 ♀, 15. 9.—20. 11. 1979, Österreich, Großglockner, Barberfalle, leg. Thaler; 1 ♂, 29. 7.—15. 9. 1979, Österreich, Großglockner, Barberfalle, leg. Thaler.

Artvergleich: *B. zetterstedti* gehört zur *B. praecox*-Gruppe. Durch die weit bis zur Stylusmitte stehenden Subapikaldorne, die kurzen Fühlergeißelglieder und den stark mit Makrotrichien besetzten y-Abschnitt ist sie gut charakterisiert.

Das Typenmaterial befindet sich in der Sammlung Mohrig, Greifswald, und in der Sammlung des Deutschen Entomologischen Institutes in Eberswalde.

Diskussion und Zusammenfassung

Die *Bradysia brunnipes*-Gruppe umfaßt gegenwärtig 26 paläarktische Arten, von denen 5 nur im weiblichen Geschlecht bekannt sind. [*B. brevifurcata* (Strobl), *B. grandicellaris* (Ldf.), *B. moerens* (Winn.), *B. dubia* (Winn.) und *B. commixta* (Winn.)]. Sie wurden bei der Artcharakteristik und in der Bestimmungstabelle nicht berücksichtigt, obwohl sie als Typen vorliegen und gesichtet wurden, da davon auszugehen ist, daß sie bei besserer Kenntnis der weiblichen Sciariden als Synonyme in den Kreis der im männlichen Geschlecht bekannten Arten eingehen. Das sehr schlecht erhaltene ♂ von *B. vaneyi* (Falcoz) gehört sicher der *B. brunnipes*-Gruppe an, läßt sich aber nicht mehr eindeutig identifizieren.

Die 19 gut bekannten Arten der *B. brunnipes*-Gruppe bilden einen Artenkreis, der sich nach dem Stand der Artenkenntnis noch gut von der *B. rufescens*-Gruppe abgrenzen läßt, obwohl eine gemeinsame Abstammungslinie angenommen werden kann. Gemeinsames Merkmal beider Artengruppen innerhalb der Gattung *Bradysia* ist der deutliche Spitzenzahn der Styli. Die Arten der *B. rufescens*-Gruppe besitzen in der Regel einen deutlichen, aus der ventralen Basisversteifung des Hypopygiums hervorgehenden Basallobus, eine lange und gegeneinander gerichtete Behaarung der Valveninnenseiten und immer eine pyramidenförmig zugespitzte Genitalplatte mit groben, meist bandförmig angeordneten Zähnchen. Die Arten vom *B. brunnipes*-Typ sind dagegen deutlich durch die Stylusform, besonders aber durch die kleine und apikal gerundete Genitalplatte mit kreisförmig angeordneten feinen Zähnchen abgegrenzt. Charakteristisch sind auch die Arten um *B. submoesta* Mohrig & Krivosheina durch die langen bzw. auf einem Lobus stehenden Subapikaldorne der Styli und durch die apikal abgestutzte Genitalplatte (*B. submoesta*-Typ). Bei besserer Kenntnis der paläarktischen Arten könnte sich hier eine eigenständige Artengruppe abzeichnen. Die Arten vom *B. forficulata*-Typ zeigen die deutlichsten Beziehungen zu Arten der *B. rufescens*-Gruppe. Auch hier ist eine genauere Bewertung erst möglich, wenn das Artenspektrum in der paläarktischen Region (eventuell auch der Nearktis) besser bekannt ist.

Es ist anzunehmen, daß künftig die *B. brunnipes*-Gruppe sich auf den durch Stylusform und Genitalplattenstruktur gut charakterisierten *B. brunnipes*-Typ begrenzen wird. Die *B. rufescens*-Gruppe könnte in mehrere eigenständige Verwandtschaftskreise aufgegliedert werden, in denen dann auch die Arten vom *B. forficulata*- und *B. submoesta*-Typ ihren Platz finden. Von den durch Tuomikoski (1960) zur *B. brunnipes*-Gruppe gestellten Art ist *B. confinis* (Winn.) zweifelsfrei der *B. rufescens*-Gruppe zuzuordnen. Die artliche Selbständigkeit von *B. nocturna* Tuomik. ist fraglich, obwohl sie hier als eigenständige Art behandelt wird. Der einzige faßbare Unterschied zu *B. forficulata* (Bezzi) besteht in der Länge der Fühlergeißelglieder. Da von anderen Höhlenformen [*Scatopsciara vivida var. tenuicornis* (Ldf.)] die Tendenz zur Verlängerung der Fühlergeißelglieder bekannt ist, könnte es sich hier um das gleiche Phänomen handeln. Die Entscheidung muß Zuchtversuchen vorbehalten bleiben.

Der Artengruppe waren nach einer Überprüfung des Typenmaterials 8 neue Synonyma zuzuordnen, fünf Arten wurden neu kombiniert. Für 19 Arten, die im männlichen Geschlecht bekannt sind, wird eine Bestimmungstabelle mit Genitalabbildungen gegeben. Drei Arten sind neu für die Wissenschaft (*B. inversa* sp. n., *B. compacta* sp. n. und *B. zetterstedti* sp. n.). *B. cinereovittata* Frey ist ein Synonym von *B. longicubitalis* (Ldf. 1924). *S. picipes* Zett. ist ein Synonym zu *B. brunnipes* (Meig.); *B. picipes* (Zett.) sensu Frey ist davon artverschieden und wird als *B. zetterstedti* sp. n. neu beschrieben. *B. postbicolor* Moh. & Kriv. ist ein Synonym zu *B. lutaria* (Winn.), einer nach ihrer Beschreibung nicht mehr identifizierten, durch den Typusnachweis aber nunmehr gesicherten Art. *B. moestula* Tuomik. stellt in Wirklichkeit *B. forcipulata* (Lundb.) dar. *B. albosetosa* Frey ist nach Typenvergleich ein Synonym von *B. moesta* Frey [die Synonymie von Tuomikoski (1960, p. 74) ist unkorrekt]. *B. strenua* (Winn.) konnte mit dem Auffinden des Typexemplares neu kombiniert und als nicht seltene Art identifiziert werden. Aufgefunden wurde ebenfalls das Typexemplar von *B. cinerascens* (Grzegorzek), zu der *B. lanicauda* Tuomik. synonym ist.

Literatur

Bezzi, M. (1914): Ditteri cavernicoli dei Balcani roccolti dal dott. K. Absolon (Brünn), (Seconda contribuzione). — Atti Soc. ital. Sci. nat. Milano (Mailand), 53 (2): 207—230.

Frey, R. (1948): Entwurf einer neuen Klassifikation der Mückenfamilie Sciaridae (Lycoriidae). II. Die nordeuropäischen Arten. — Notul. ent. Helsingfors (Helsinki), 27 (2—4): 33—112.

Froese, A. (1992): Vergleichende Untersuchungen zur Biologie und Ökologie der Dipteren auf integriert und konventionell bewirtschafteten Feldern. — Dissertation, Gießen; pp. 248.

Grzegorzek, A. (1884): Beitrag zur Dipteren-Fauna Galiziens, Kaiserthum Oesterreich. — Berl. Ent. Z. 28 (2): 250—251.

Heller, K. & W. Mohrig (1992): Neue Sciariden (Diptera) aus Schleswig-Holstein. — Ent. Nachr. Ber. 36: 37—42.

Lengersdorf, F. (1928): Meine Sciaridenausbeute aus dem Allgäu. — Mitt. Münch. ent. Ges. München, 18 (1—2): 18—19.

Lengersdorf, F. (1928—30): Lycoriidae (Sciaridae). — In Lindner, E.: Die Fliegen der paläarktischen Region. Stuttgart, 2 (1): 1—71.

Lundbeck, W. (1898): Diptera groenlandica. — Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren. Kjobenhavn (Kopenhagen), 5 (8): 236—314.

Meigen, J. W. (1804): Klassifikation und Beschreibung der europäischen zweiflügligen Insekten. (Diptera Linn.). — Braunschweig, 1 (1): V—XXIV, 1—152.

Meigen, J. W. (1818): Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügligen Insekten. (Syst. Beschr.). — Aachen, 1: V—XI, XXXVI, 1—332.

Menzel, F. (1992): Beiträge zur Taxonomie und Faunistik der paläarktischen Trauermücken (Diptera, Sciaridae). Teil I. — Die Stroblschen Sciaridentypen des Naturhistorischen Museums des Benediktinerstifts Admont. — Beitr. Ent.-Berlin, 42 (2): 233—258.

Menzel, F. & W. Mohrig (1991): Beiträge zur Faunistik und Ökologie des Naturschutzgebietes „Apfelstädter Ried", Kreis Erfurt-Land. Teil VI. Diptera: Sciaridae. — Veröff. Naturkundemuseum Erfurt 10: 27—45.

Menzel, F. & W. Mohrig (1994): Gattungsdiagnostische Analyse paläarktischer Trauermücken (Diptera, Sciaridae) unter besonderer Berücksichtigung der ostdeutschen Fauna. — (in Vorbereitung).

Menzel, F., W. Mohrig & I. Groth (1990): Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Diptera-Sciaridae. — Beitr. Ent.-Berlin, 40 (2): 301—400.

Mohrig, W., B. Mamaev & N. Krivosheina (1983): Beiträge zur Kenntnis der Trauermücken (Diptera, Sciaridae) der Sowjetunion. Teil V. Sciariden aus Mittelasien. — Zool. Jb. Syst.-Jena, 110: 141—155.

Mohrig, W., N. Krivosheina & B. Mamaev (1989): Beiträge zur Kenntnis der Trauermücken (Diptera: Sciaridae) der Sowjetunion. Teil XII: Gattung *Bradysia*, Serie 1. — Zool. Jb. Syst. Jena, 116 (4): 411—425.

Mohrig, W. & M. Bartak (1994): Beiträge zur Trauermückenfauna (Diptera, Sciaridae) Südwesteuropas. Teil I. — Reichenbachia (im Druck).

Mohrig, W. & F. Menzel (1994): Revision der Gattung *Phytosciara* Frey (Diptera, Sciaridae). — Beitr. Ent.-Berlin, 44 (im Druck).

Tuomikoski, R. (1960): Zur Kenntnis der Sciariden (Dipt.) Finnlands. — Ann. zool. Soc. Vanamo. Helsinki, 21 (4): 1—164.

Winnertz, J. (1867): Beitrag zu einer Monographie der Sciarinen. (Monogr. Sciarinen). — Wien, 1867: 1—187.

Winnertz, J. (1969): Sieben neue Arten der Gattung *Sciara*. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien 19: 654—668.

Zetterstedt, J. W. (1838): Sectio Tertia. Diptera. Dipteriologis Scandinaviae. — Insecta Lapponica. — Lipsiae (Leipzig), 1838: 477—868.

Prof. Dr. sc. nat. W. Mohrig, Brinkstr. 25, 17489 Greifswald, Deutschland.
Dipl.-Biol. Frank Menzel, Deutsches Entomologisches Institut, 16202 Eberswalde, Schicklerstr. 5, Deutschland.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3—4	S. 293—297	Bonn, Dezember 1993

Variability of fur coloration in Savi's bat *Hypsugo savii* (Bonaparte, 1837)

Raphaël Arlettaz, Evelyne Guibert, Alain Lugon,
Pascal Médard & Antoine Sierro

Abstract. Most identification guides describe Savi's bat as a species exhibiting a typical bicolor fur on its back, the base of hairs being dark while the tips show a blond or golden coloration. A check of 254 living individuals caught in Southern France (n = 100) and in South-Western Switzerland (n = 154) from 1985 to 1991 revealed in fact that as many as 19—24 % of the bats from these populations exhibit an entirely unicolour back fur. This is a possible source of misidentification.

Key words. Chiroptera, *Hypsugo savii*, identification.

Savi's bat has long been considered a rare species among European mammals (Stebbings 1986, Hainard 1987). However, recent investigations throughout Southern Europe [for instance Spain (Ibañez et al. 1992), Greece (v. Helversen, pers. comm.), France (Bertrand 1992) and Switzerland (Zingg & Arlettaz 1989)] have indicated this was mainly due to inappropriate census methods. In particular, most bat biologists have concentrated their activity in underground sites like caves, mines and cellars where *H. savii* is a rare visitor. This viewpoint is supported by our findings in the Upper Rhône valley (South-Western Swiss Alps, Province of Valais, 5000 km²). From 1985 to 1991, we recorded 314 Savi's bats, but only three of these were at underground sites (one mine and one cave), which represent as few as 0.96 % of all observations of *Hypsugo savii* recorded in that area. Furthermore, these three findings represent only 0.23 % (2/884) and 0.30 % (1/366) respectively of the bats observed within these two underground sites. The majority (88 %) of records of *H. savii* in that area result from mist netting efforts above water (ponds, still streams). Further visual and acoustic observations have indicated that *H. savii* inhabits crevices in rocky cliffs, but sometimes also buildings where it roosts behind shutters (Arlettaz, Lugon & Sierro, unpublished data). *Hypsugo savii* is generally described as a bat with golden tips of hairs on its back (Fig. 1; Hainard 1987, Schilling et al. 1983, Schober & Grimmberger 1987, Corbet & Ovenden 1984). The majority of these authors suggest this qualitative feature may help in identification, since it is not shared by European representatives of the genus *Pipistrellus*, within which *H. savii* was wrongly classified until recently, because of apparently strong morphological similarities (Horacek & Hanak 1985—86, Zingg 1988, Ruedi & Arlettaz 1991). In this note we shall focus on the problem of fur coloration in Savi's bat, because our observations diverge somewhat from previous descriptions. In Southern France [Minervois (43° 20' N, 2° 35' E) and Port Cros Island (43° 02' N, 6° 22' E)] and in the Southern Swiss Alps (Valais; 46° 15' N, 7° 30' E), Savi's bat has large phenotypic variability in its fur coloration. During the early years of our study, we noticed that not all individuals show the typical golden tips of hairs described in the literature. Since 1985, we have systematically recorded the coloration of the fur of Savi's bats we found. Information was gathered on 254 living individuals captured between 1985 and 1991. Unfortunately, these checks started independently in both areas, the French being unaware of the same activity by the Swiss people, and vice versa. For this reason, we did not adopt immediately the same categories for the classification of fur coloration patterns. Nevertheless, the post hoc comparison of our categories on the basis of photographs and observations made during a visit by R. Arlettaz to Southern France, allowed us to group all individuals in approximately similar classes.

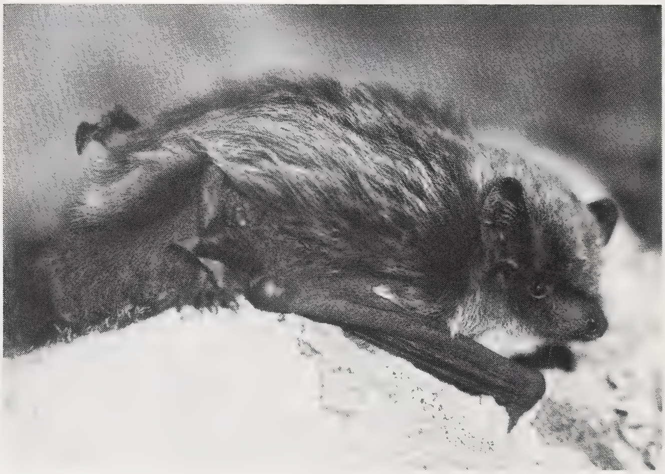


Fig. 1: A typical Savi's bat with bicolor fur: back hair base is brown whereas tips are golden. Photograph by R. Arlettaz.

Two main categories of fur coloration were defined: bicolor and unicolor (Table 1). A bicolor fur is the sole phenotype usually described in identification guides; this type of fur is characterized by a dark base of back hairs, with the tips much lighter in colour. The unicolor phenotype has hitherto only been mentioned by Médard & Guibert (1988) and Gebhard (1992, photograph p. 64). In this latter type back hairs do not present any contrast from the base towards tip. Both categories — bicolor and unicolor — were divided into subclasses. These subdivisions should be considered with some caution. First, because they are more subjective to the appreciation of the observer, and second because they attempt to group types within exclusive categories, while individuals actually show continuous clines in fur coloration. Bicolor was subdivided into three subclasses: 1.1 brown hair base with golden tips; 1.2 brown base with blond or beige tips; 1.3 grey base with silver tips. Unicolor was subdivided into: 2.1 red through auburn to chestnut brown; 2.2 anthracite (dark grey) (Fig. 2). Table 1 shows the proportion of these different phenotypes within the two French and Swiss populations. A statistical comparison of all five different classes shows a significant difference between France and Switzerland (χ^2 = 9.84, d. f. 4, p = 0.043). This difference is clearly imputable to the (arbitrary?) splitting of brown

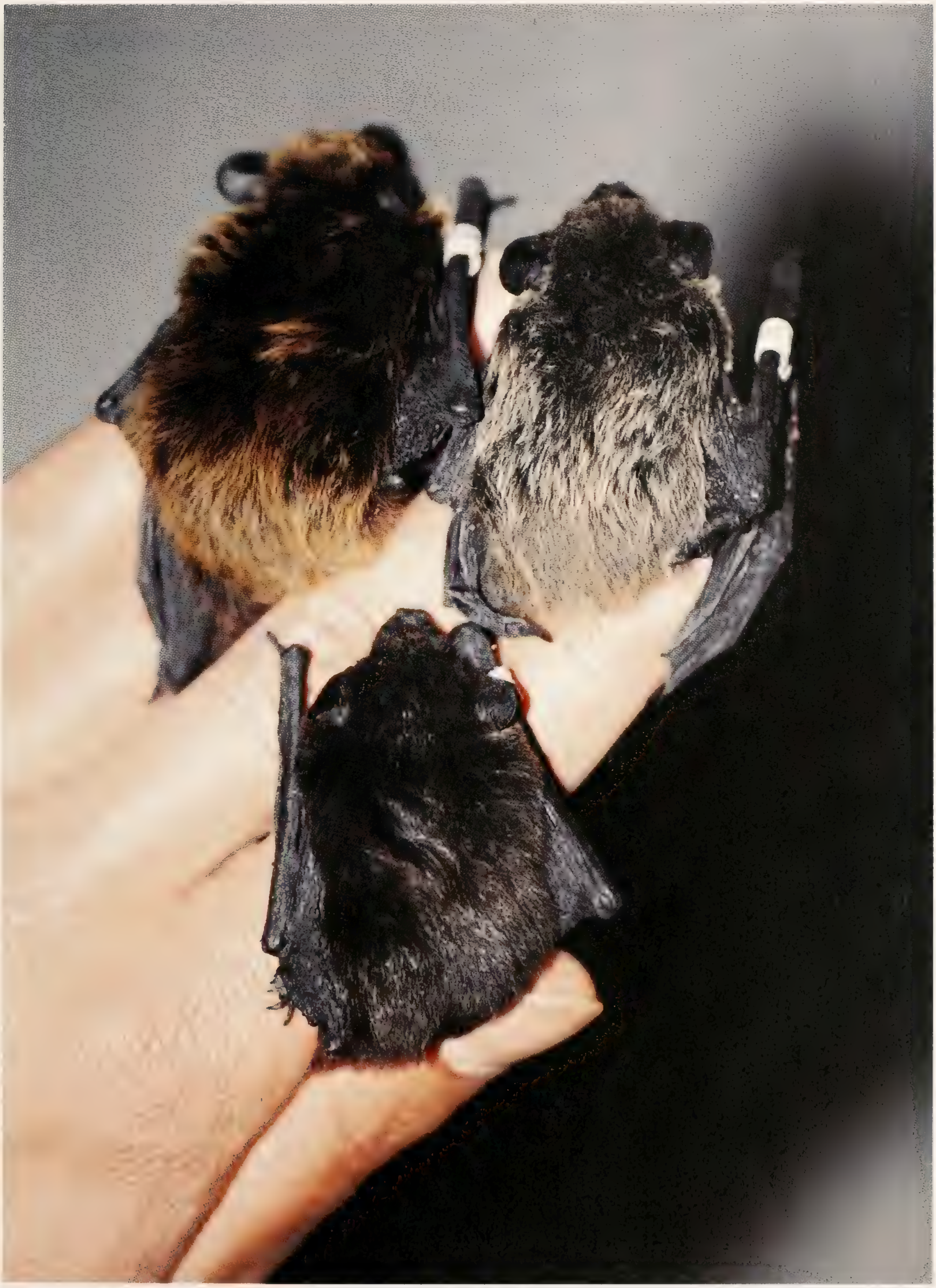


Fig. 2: Three different phenotypes caught during a single night in mist nets set above water (Switzerland). Upper left: common phenotype: brown hair base with golden tips; upper right: the single specimen of the class "grey base with silver tips" so far recorded; down: anthracite (dark grey). Photograph by R. Arlettaz.

Table 1: Proportions of the different Savi's bat phenotypes recorded in Southern France (n = 100) and South-Western Switzerland (n = 154) between 1985 and 1991. Note that 19—24 % of the bats exhibit unicolor fur.

Categories Subclasses	Southern France (Minervois, Languedoc-Roussillon) (Port-Cros Island, Côte d'Azur) n	%	South-Western Switzerland (Alps of Valais) n	%
Bicolor		81.0		76.1
Brown with golden tips	44	44.0	42	27.3
Brown with beige or blond tips	37	37.0	74	48.1
Grey with silver tips	0	0.0	1	0.7
Unicolor		19.0		24.1
Red, auburn, chestnut brown	18	18.0	30	19.5
Anthracite (dark grey)	1	1.0	7	4.6
Total	100		154	

bicolor furs into the first two subclasses (uppermost in Table 1). Because this subclassification is just the most sensitive to observer bias (blond or beige tips versus golden tips) the observed difference would reflect inter-group as well as inter-population variation. A simple comparison of the two main categories bicolor and unicolor, which eliminates this possible bias, reveals no statistical difference between French and Swiss populations ($\chi^2 = 0.89$, d. f. 1, $p = 0.43$). Note that the relative proportion of these different categories is independent of age (yearlings vs adults). If our samples are representative of the populations inhabiting South-Western Europe, we must consider that as many as 19—24 % of Savi's bats from this area have a unicolor fur coloration. The existence of unicolor phenotypes within Savi's populations could effectively be a source of misidentification if people rely entirely on previously published descriptions. We suggest to check other discriminatory morphological characters (e. g. tragus shape, jaw structure, dark skin coloration, etc.) before rejecting a priori that a "pipistrelle" with unicolor back fur is not *Hypsugo savii.* To our knowledge such a high phenotypic variability has so far not been described among other European bats. The Serotine bat *Eptesicus serotinus* also shows diverse patterns of fur coloration, from chamois to dark brown (pers. obs.), but, in our opinion, it never exhibits a variability in fur coloration of the magnitude observed in Savi's bat.

Acknowledgements

We thank John Speakman, University of Aberdeen, and Rainer Hutterer, Zoological Museum of Bonn, for comments on manuscript and corrections of the English text, and Harald Brünner, Lausanne, for the translation of the German summary.

Zusammenfassung

Die meisten Bestimmungsbücher beschreiben die Alpenfledermaus *Hypsugo savii* als eine Art mit typisch zweifarbigem Rückenfell, wobei die Haarbasen dunkel, die Spitzen blond oder golden gefärbt sind. Die Überprüfung 254 lebender Tiere in Südfrankreich und im Südwesten der Schweiz zwischen 1985 und 1991 zeigte, daß 19—24 % der Tiere aus diesen Populationen ein vollkommen einfarbiges Rückenfell aufweisen. Dies ist eine mögliche Quelle für Fehlbestimmungen.

References

Bertrand, A. (1992): Données préliminaires sur les chauves-souris de la haute chaîne pyrénéenne (Pyrénées ariégeoises). — Mammalia 56: 290—292.

Corbet, G. & D. Ovenden (1980): The mammals of Britain and Europe. 240 pp. — William Collins Sons and Co Ltd.

Gebhard, J. (1991): Unsere Fledermäuse. 72 pp. — Naturhistorisches Museum Basel. 3d Ed.

Hainard, R. (1987): Mammifères sauvages d'Europe. 332 pp. 4th ed. — Delachaux & Niestlé, Neuchâtel et Paris.

Horacek, I. & V. Hanak (1985—86): Generic status of *Pipistrellus savii* and comments on classification of the genus *Pipistrellus* (Chiroptera, Vespertilionidae). — Myotis 23—24: 9—16.

Ibañez, C., A. Guillen, R. Fernandez, J. L. Perez & S. I. Guerrero (1992): Iberian distribution of some little known bat species. — Mammalia 56: 433—444.

Médard, P. & E. Guibert (1988): Contribution à la connaissance de la morphologie, de la biologie de *Pipistrellus savii* en Languedoc-Roussillon. — Le Guêpier No 3: 4—9.

Ruedi, M. & R. Arlettaz (1991): Biochemical systematics of the Savi's bat (*Hypsugo savii*) (Chiroptera: Vespertilionidae). — Z. zool. Syst. Evol.-forsch. 29: 115—122.

Schilling, D., D. Singer & H. Diller (1983): Säugetiere. 280 pp. — BLV Verlagsgesellschaft, München.

Schober, W. & E. Grimmberger (1987): Die Fledermäuse Europas: kennen, bestimmen, schützen. 222 pp. — Kosmos Naturführer, Stuttgart.

Stebbings, R. E. (1988): Conservation of European Bats. 246 pp. — Christopher Helm, London.

Zingg, P. E. (1988): Search calls of echolocating *Nyctalus leisleri* and *Pipistrellus savii* (Mammalia; Chiroptera) recorded in Switzerland. — Z. Säugetierk. 53: 281—293.

Zingg, P. E. & R. Arlettaz (1989): Occurrence of *Pipistrellus savii* (Bonaparte, 1837) in Switzerland. — In: Hanak, V., I. Horacek & J. Gaisler: European Bat Research 1987, 452—453. Proceedings of the Fourth European Bat Research Symposium. Charles University Press, Prague.

Raphaël Arlettaz, Institut de Zoologie et Ecologie Animale, Bâtiment de Biologie, Université, CH-1015 Lausanne, Switzerland and Groupe Valaisan pour l'Etude et la Protection des Chauves-souris, Avenue de la gare 47, CH-1920 Martigny, Switzerland. — Alain Lugon et Antoine Sierro, Groupe Valaisan pour l'Etude et la Protection des Chauves-souris, Avenue de la gare 47, CH-1920 Matigny, Switzerland. — Evelyne Guibert et Pascal Médard, Eco-éthologie des chiroptères, F-34210 Félines Minervois, France.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3—4	S. 299—332	Bonn, Dezember 1993

Systematics of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera) Part II. The *Nycteris hispida* group

Victor Van Cakenberghe & Frits De Vree

Abstract. In this paper the systematics of the African *Nycteris hispida* species group is discussed. Using multivariate statistical techniques, three species can be distinguished in this group: one extremely large *Nycteris grandis* Peters, 1865, and two smaller species: *Nycteris hispida* (Schreber, 1774) and *Nycteris aurita* (K. Andersen, 1912). It is shown why both latter species are generally lumped together, since they are very alike when external measurements are compared univariably. None of the three species shows sufficient geographical differences to permit subspecific division. Besides biometrical data, the distribution of the three species is discussed and a review of all publications concerning the various forms is presented. Additionally the sexual dimorphism in the different species was examined, indicating that one must be very careful in attributing sexual dimorphism if the specimens originate from a large geographic area.

Key words. Chiroptera, *Nycteris*, taxonomy, zoogeography, Africa, multivariate statistics.

Introduction

In 1912 Andersen subdivided the genus *Nycteris* Geoffroy & Cuvier, 1795 — then known as *Petalia* — into four separate species groups, according to a number of morphological characters. Two of the African groups — the *N. arge* group and the *N. macrotis* group — were already subject of a previous paper (Van Cakenberghe & De Vree 1985), while the last group — the *N. thebaica* group — will be discussed in a forthcoming paper. The presently discussed group — the *N. hispida* group — was characterised in having tricuspid upper incisors, a small second lower premolar and a small tragus, which has an equal width over its entire length as is shown in figure 1.

In this group, two species are generally accepted: the small *N. hispida* (Schreber, 1774) and the gigantic *N. grandis* Peters, 1865. A third form — *aurita* — described by Andersen in 1912 is considered by most authors to be a synonym or at most a subspecies of *N. hispida*, although some (e. g. Koopman 1975) believe it might be more.

Since the description of both former species, a fair number of forms has been described by various authors, which subsequently were considered to be either synonyms or subspecies. In this paper, the status of these forms will be discussed.

Material and Methods

A total of 1449 specimens, belonging to the various forms of the *N. hispida* group, were examined during this study. The material was obtained from the following collections, the curators of which we would like to thank:

British Museum (Natural History), London, G. B. (BM): J. E. Hill; California Academy of

Sciences, San Francisco, U. S. A. (CAS): J. Schonewald & L. F. Baptista; Carnegie Museum, Pittsburgh, U. S. A. (CM): S. B. McLaren & D. A. Schlitter; Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussels, Belgium (KBIN): X. Misonne; Kaffrarian Museum, King William's Town, Republic of South Africa (KM): P. Swanepoel; Koninklijk Museum voor Midden-Afrika, Tervuren, Belgium (KMMA): D. Meirte; University of Kansas Museum of Natural History, Lawrence, U. S. A. (KU): S. M. Kortlucke & R. Hoffmann; Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France (MNHN): F. Petter & M. Tranier; Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria", Genova, Italy (MSNG): G. Arbocco; Museo Zoologico de "la Specola", Firenze, Italy (MZUF): M. L. Azzaroli; Naturhistorisches Museum, Bern, Switzerland (NMBE): P. Lüps; Naturhistorisches Museum, Wien, Austria (NMW): F. Spitzenberger & K. Bauer; Nationaal Naturhistorisch Museum (formerly Rijksmuseum van Natuurlijke Historie), Leiden, The Netherlands (RMNH): C. Smeenk; Royal Ontario Museum, Toronto, Canada (ROM): R. L. Peterson & J. Eger; Senckenberg Museum, Frankfurt-am-Main, Germany (SMF): D. Kock; Staatliches Museum für Naturkunde, Dresden, Germany (SMND): S. Eck; Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany (SMNS): F. Dieterlen; Transvaal Museum, Pretoria, Republic of South Africa (TM): D. A. Wolhuter & I. L. Rautenbach; United States National Museum, Washington, U. S. A. (USNM): M. D. Carleton & C. B. Robbins; Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany (ZFMK): R. Hutterer; Zoologisches Institut und Museum, Hamburg, Germany (ZMH): H. Schliemann; Zoologisk Museum Universitet København, Denmark (ZMUC): H. J. Baagøe; Zoologisches Museum der Universität Zürich, Switzerland (ZMZ): C. Claude.

Material from the BM, RMNH, SMF, USNM, and ZFMK as well as part of the material from the MNHN was examined on the spot. Special thanks are due to the curators of these museums for their kind hospitality.

As far as possible, 11 cranial and 9 external variables were measured during this study: 1: Gls = Greatest length of the skull, 2: Cbl = Condylobasal length, 3: Sw = Width of the shield, 4: Zyg: the Zygomatic width, 5: Mast = Mastoid width, 6: Brain = Width of the Braincase, 7: c-m^3 = Length of the upper toothrow, 8: c-c = Width across the upper canines, 9: m^3-m^3 = Width across the upper third molars, 10: Mand = Mandibular length, 11: c-m_3 = Length of the lower toothrow, 12: Fa: Forearm length, 13: Meta 3 = Length of the metacarpus of the third finger, 14: 3 ph 1 = Length of the first phalange of the third finger, 15: 3 ph 2 = Length of the second phalange of the third finger, 16: Meta 4 = Length of the metacarpus of the fourth finger, 17: Meta 5 = Length of the metacarpus of the fifth finger, 18: 5 ph 1 = Length of the first phalange of the fifth finger, 19: 5 ph 2 = Length of the second phalange of the fifth finger, 20: Tib = Tibial length.

For more details on the measurements and statistical techniques, see Van Cakenberghe & De Vree (1985, 1993).

Results

Since the two generally accepted species represent two clearly distinguishable size groups, most analyses are performed on specimens from one of these size groups.

Figure 2 shows the results of a first canonical analysis on the tooth measurements of 66 specimens from *N. grandis*, which represents the large size group. In this species, some authors (e. g. Kock 1981 a) distinguish two subspecies, of which one — *marica* — occurs in East and southern Africa. Included in this analysis are seven groups, each from a different country. The number of specimens for each group is given between brackets: 1 = Ghana (15), 2 = Ivory Coast (5), 3 = Cameroon (18), 4 = Liberia (3), 5 = Tanzania (6, including the holotype of *marica* "T1"), 6 = Togo (4) and 7 = Zaire (15). Variables 8 ("v8" = c-c) and 10 ("v10" = Mand) are the best separating variates, which result in the separation between Zaire and five of the remaining countries. The large overlap between the animals from Tanzania and the five

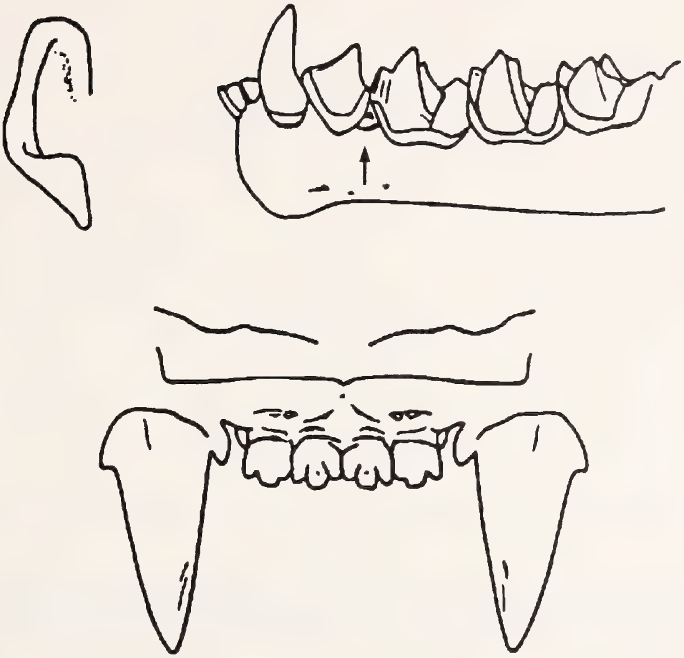


Fig. 1: Morphological characters of the members of the *N. hispida* group.

remaining countries (Ghana, Ivory Coast, Cameroon, Liberia and Togo) indicates, that if a subspecific difference should occur, it cannot be found between West and East Africa. The large overlap between Cameroon and all other groups, furthermore indicates that the differences with Central Africa are also small. Similar results are obtained from analyses on all the skull and the external measurements. Therefore, one can conclude that there is no justification for subdivision into subspecies.

In the small size group, the situation is more complicated. As a result of the vast distribution area, many different forms were described, of which the East African *aurita* is discussed more thoroughly.

A first principal components analysis on the tooth measurements of 46 specimens from East Africa is represented by figure 3. For this analysis, 24 specimens from Kenya ("1", including the holotype of *aurita* "T1"), 12 specimens from Tanzania ("2") and 10 specimens from Uganda ("3") were used. All five original variables are correlated positively with the first principal component (P. C.$_1$ — from 0.82 for c-c to 0.95 for Mand), indicating that the first P. C. is a good indicator for the size of the animals. From the graph one can see that the material from Tanzania ("2") can easily be divided into two groups. In the Kenyan material ("1"), where the separation is less clear, the specimens on the extreme left represent animals from Kilifi and Tana river, which are also found in the cluster on the right, indicating sympatric occurrence of two different forms. On the other hand, the specimens from Uganda are very

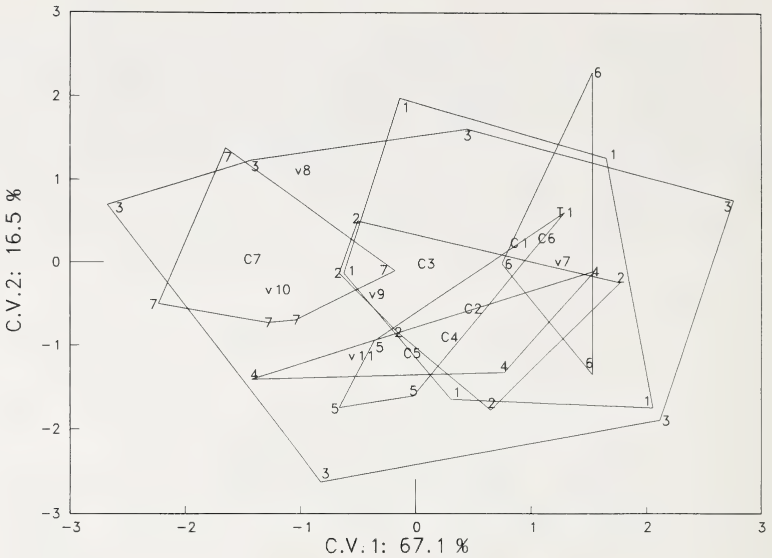


Fig. 2: Canonical analysis on the tooth measurements of 66 specimens belonging to *N. grandis*, subdivided by country. 1 = Ghana, 2 = Ivory Coast, 3 = Cameroon, 4 = Liberia, 5 = Tanzania, 6 = Togo, 7 = Zaïre. T1 = holotype of *marica*.

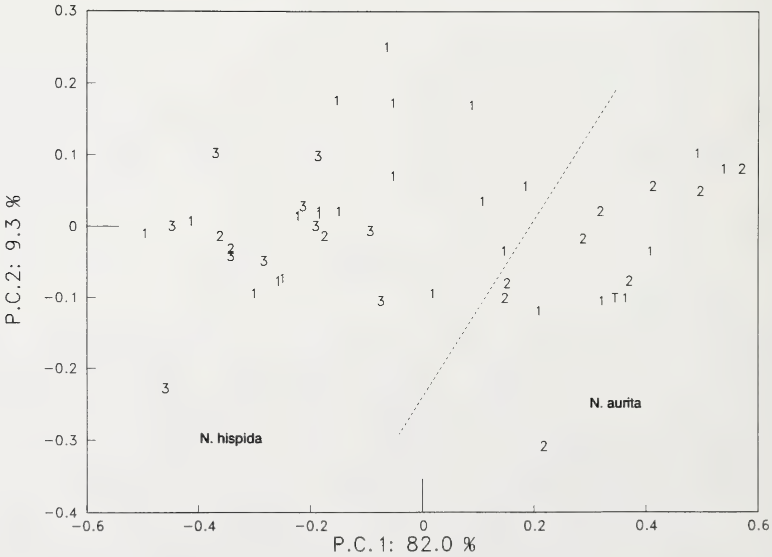


Fig. 3: Principal components analysis on the tooth measurements of 46 specimens from Kenya ("1"), Tanzania ("2") and Uganda ("3"), belonging to the small size group of the *N. hispida* group. T1 = holotype of *aurita*.

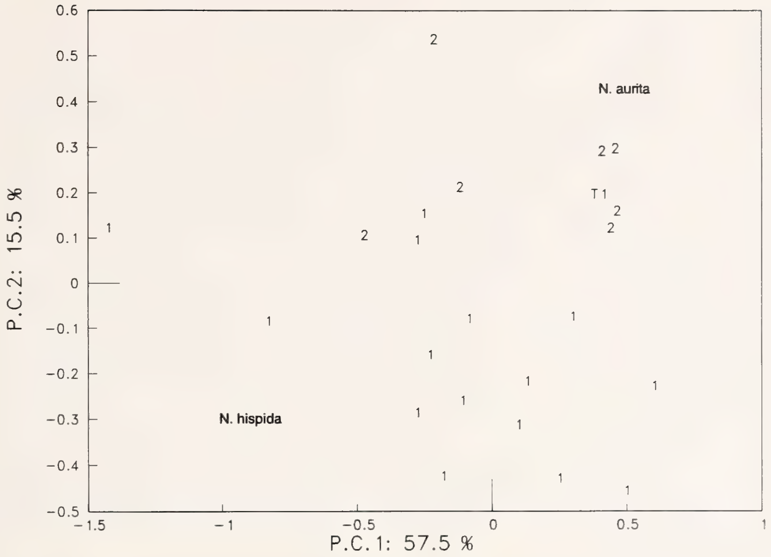


Fig. 4: Principal components analysis on the external measurements of 23 specimens from East Africa, belonging to the *N. hispida* group: "1" = *hispida*, "2" = *aurita*, T_1 = holotype of *aurita*.

uniform, but only occur on the left of the graph. The dashed line, therefore separates two different forms in East Africa, distinguished by this analysis: *hispida* from Uganda, Tanzania and Kenya and *aurita* occurring in Tanzania and Kenya, in the latter country even sympatrically. The holotype of *aurita* ("T1") enables the identification of the right hand cluster.

A second principal components analysis (figure 4) is performed on external measurements of all available East African specimens. In this figure, the symbols represent *hispida* ("1)"and *aurita* ("2", including the holotype "T1") as they resulted from the previous principal components analysis. All external measurements are correlated positively with P. $C._1$, with values varying from 0.44 for 5 ph 2 to 0.94 for Meta 5, again indicating that size is represented by the X axis. Fa, Meta 5, 5 ph 1 and Tib correlate positively with P. $C._2$.

In contrast to the previous analysis, this graph shows the separation between both forms is not along P. $C._1$, but more or less along P. $C._2$. Both groups are indeed significantly distinct in their scores on the second axis: F = 24.937 with 1 and 21 df., ****. The analysis shows that for the external measurements, absolute size is not critical, rather the proportions of the different measurements determine whether a specimen belongs to *hispida* or to *aurita*. This explains why most authors have difficulties in separating *aurita* from *hispida*, since they usually use external measurements.

Analyses on specimens from Northeast Africa (i. e. Sudan, Ethiopia and Somalia), an area which closely allies with East Africa, also reveal the presence of two forms in both latter countries.

As a result of the sympatric occurrence of both forms in Kenya, both need to be considered as species.

A subsequent multivariate analysis is performed on the tooth measurements of 754 specimens belonging to the small size group. For this canonical analysis, illustrated by figure 5, the specimens are subdivided into seven groups representing various African regions. Between brackets, the number of specimens in each group is indicated: 1 = *N. aurita* from East Africa (14, including the holotype, "T1"), 2 = *N. hispida* from East Africa (32), 3 = *N. aurita* from Northeast Africa (4), 4 = *N. hispida* from northeast Africa (65), 5 = *N. hispida* from West Africa (534), 6 = *N. hispida* from Central Africa (97, including a paratype of *pallida*, "'T2') and 7 = *N. hispida* from southern Africa (8). This analysis indicates the importance of c-m_3 ("v11") as the best separating variable. All variables are correlated positively with the first canonical variate (C. $V._1$), with values between 0.41 for c-c and 0.96 for c-m_3. This graph shows that *N. aurita* can easily be separated from *N. hispida*. The holotype of *N. aurita* and the paratype of *N. pallida* fall into the *N. aurita* and *N. hispida* clusters, respectively. Moreover, all the regional groups of *N. hispida* are very similar. Consequently, it is believed that *N. hispida* cannot be separated into recognizable subspecies.

Further substantiation of the existence of two distinct species in that area resulted from a discriminant analysis on the tooth measurements of 19 specimens belonging to *N. aurita* and 778 specimens belonging to *N. hispida*. For all five variables, the discriminant function is as follows:

$X = 7.126 * c\text{-}m^3 — 2.044 * c\text{-}c — 1.754 * m^3\text{-}m^3 + 5.523 * Mand + 12.698 * c\text{-}m_3$.

The chance for misclassification equals 1.28 % for a Mahalanobis distance of 19.915 with a Hotelling T^2 of 369.370 and an F-value of 73.502 for 5 and 791 df., ****. Stepwise selection of the variables, revealed the length of the lower tooth row being the best separating variable. The discriminative value for the total subset equals 164. 245; for which no specimens of *N. aurita* are misclassified, and 9 specimens of *N. hispida* might be misclassified. When moving this value slightly (e. g. 167.5), only one specimen belonging to *N. aurita* would be misclassified, namely ZFMK 60.258 from Lembeni, Tanzania. However, a reexamination of this specimen proved that it clearly belongs to this species.

The univariate difference between *N. aurita* and *N. hispida* is less clear as is illustrated by table 1. For all variables, *N. hispida* shows a larger range than *N. aurita*, although *N. aurita* always scores very high in the range of *N. hispida* (see also tables 3 and 5). Table 1 shows that all skull measurements, the forearm length, the tibia length and 3 ph 2 are significantly distinct, whereas none of the remaining external measurements are significantly distinct. This also explains why these species were not clearly separated by multivariate analyses on the external measurements. However, it also confirms that *N. aurita* clearly differs from *N. hispida* in its cranial measurements.

It was not possible to study the univariate sexual dimorphism of *N. aurita* in detail, because of the lack of specimens. For *N. grandis*, a total of 45 males and 36 females was examined on sexual dimorphism. None of the variables examined showed any significant differences between both sexes.

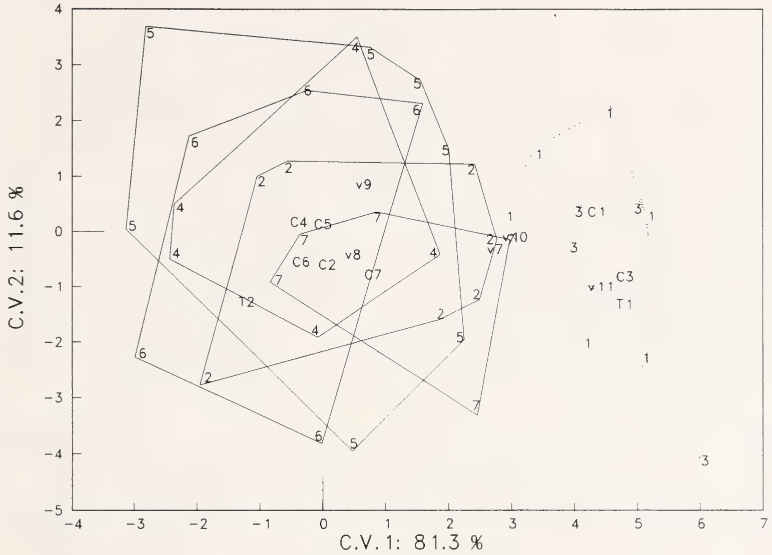


Fig. 5: Canonical analysis on the tooth measurements of 754 specimens belonging to the small size group of the *N. hispida* group, divided by region. *N. aurita* = 1 = East Africa, 3 = Northeast Africa; *N. hispida* = 2 = East Africa, 4 = Northeast Africa, 5 = West Africa, 6 = Central Africa, 7 = Southern Africa. T$_1$ = holotype of *aurita*; T$_2$ = paratype of *pallida*.

Table 1: Univariate differences between *N. aurita* and *N. hispida* (Significance levels: ns: $\alpha > 0.05$; *: $0.05 > \alpha > 0.025$; **: $0.025 > \alpha > 0.01$; ***: $0.01 > \alpha > 0.005$; ****: $0.005 > \alpha$).

Var	n *aurita*	 *hispida*	F value	df	sign
Gls	13	599	167.223	610	****
Cbl	13	566	175.471	577	****
Sw	13	608	26.201	619	****
Zyg	13	576	56.141	587	****
Mast	13	590	46.014	601	****
Brain	14	631	16.588	643	****
c-m^3	21	667	196.674	686	****
c-c	19	637	67.898	654	****
m^3-m^3	19	658	64.774	675	****
Mand	21	647	293.943	666	****
c-m$_3$	21	659	293.213	678	****
Fa	24	488	62.513	510	****
Meta 3	20	219	4.632	237	ns
3 ph 1	20	219	1.730	237	ns
3 ph 2	20	215	10.746	233	***
Meta 4	20	215	0.166	233	ns
Meta 5	20	214	4.188	232	ns
5 ph 1	20	217	3.340	235	ns
5 ph 2	20	215	3.824	232	ns
Tib	20	224	51.461	242	****

The sexual dimorphism in *N. hispida* was examined by means of 427 males and 394 females from West Africa. Table 2 unexpectedly indicates that both sexes are significantly distinct, if examined for the entire region. To exclude geographical differences, a number of analyses are performed using separate countries, and if possible, separate localities. Because in most groups only the skull measurements could be compared, only these are included in the analyses.

In Senegal (SEN), variables 4 and 10 (Zyg and Mand) and Fa (F = 8.059 with 1 and 26 df., ***) are found to display significant differences. In Ivory Coast (IVC), only Fa (F = 7.155 with 1 and 13 df., **) is significantly distinct, while none of the cranial measurements shows significant differences. Specimens from Kong, Ivory Coast (6 males and 10 females) are distinct for variables 4 and 6 (Zyg and Brain). In all other West African countries *N. hispida* shows a more elaborate sexual dimorphism. Table 2 gives a summary of the results of a series of F-tests: the stars indicate significant distinction.

For West Africa, one can conclude that *N. hispida* shows a very extensive sexual dimorphism, more elaborate than that of any other species examined.

For the 40 males and 37 females from East Africa, significant distinction is only found for Fa, Meta 3, Meta 4 and Meta 5. The material from Tanzania could only be examined on the skull measurements and the forearm length, which were not significantly distinct. The material from Kenya is significantly distinct for c-m^3, Fa, Meta 3, Meta 4 and 5 ph 1.

In Northeast Africa, significant distinction is found for Cbl, c-m^3, m^3-m^3, Mand, Fa, Meta 3, 3 ph 1, Meta 4, Meta 5, 5 ph 1 and 5 ph 2, whereas for Central Africa only Sw and the external measurements, with the exception of the tibia length, are significantly distinct. This reflects clearly the situation for Zaire. The very few

Table 2: Summary of the univariable sexual dimorphism in cranial measurements of *N. hispida* from West Africa. The numbers represent skull measurements 1 thru 11.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
W-Africa	****	****	****	****	***	****	****	****	****	****	****
MAU	****	****	ns	****	ns	ns	***	***	****	*	**
GHA	*	***	***	***	ns	ns	*	****	**	****	***
BFA	*	****	****	*	ns	ns	***	****	****	****	****
Arly	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns
Goden	ns	****	****	ns	ns	ns		ns		****	
Orodara	***	***	*	*		ns		****		****	
BEN	ns	*	ns		ns	**	ns	ns	*	ns	ns
TOG	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	ns	ns
Nanergou	ns	ns	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
NIG	**	****	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns
CAM	****	****	****	***	ns	ns	****	****	***	****	****
Gueme	****	****	****	ns	ns	ns	***	***	ns	****	*
Waza	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	****	ns
Yagoua	****	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**		
SEN	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	****	ns
IVC	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Kong	ns	ns	ns	*	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns

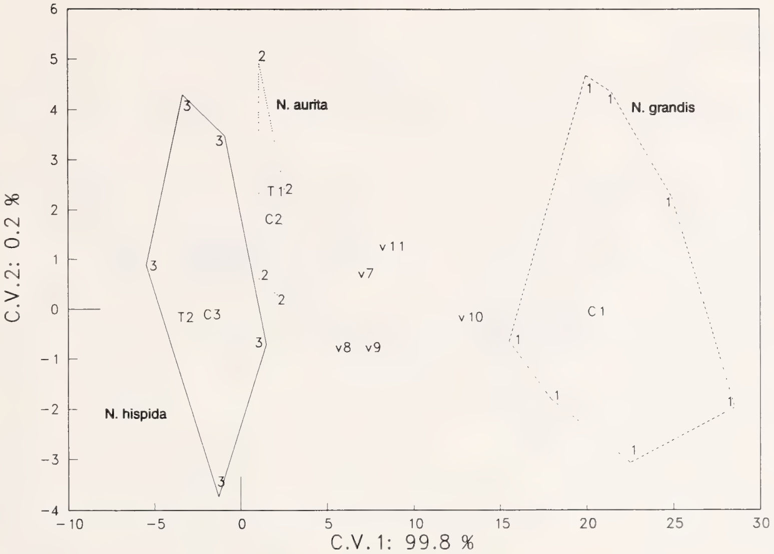


Fig. 6: Canonical analysis on the tooth measurements of 818 specimens belonging to the *N. hispida* group, divided by species.

southern African specimens (8 males and 6 females) are only for m³-m³ significantly distinct.

These univariate analyses indicate that one must be very careful when indicating sexual dimorphism in a certain species. The analyses clearly show that geographic variation might obscure the picture.

For confirmation of the species identity of the *N. hispida* group, the results of a final multivariate analysis are given by figure 6. All available specimens of the *N. hispida* group were entered, including the very large *N. grandis*. The 818 specimens were divided into three groups: 1 = *N. grandis* (67), 2 = *N. aurita* (18) and 3 = *N. hispida* (733). All variables are positively correlated with C. V.$_1$, ranging from 0.997 for c-c to 0.999 for Mand. Therefore, the first axis is a very good indicator for size. The graph indicates that *N. grandis* is clearly larger than both other species. However, it is also important that even on this scale *N. aurita* is still significantly distinct from *N. hispida* (F = 283.94 with 1 and 749 df., ****).

This leads to the conclusion that three species are recognized in the *N. hispida* group: a very large *N. grandis*, the large size of which lets it readily be distinguished from two smaller species: *N. hispida* and *N. aurita*, which can only be separated by means of skull measurements.

Systematic Accounts

Three species are retained in the *N. hispida* group: *N. hispida*, *N. aurita* and *N. grandis*, all having tricuspid upper incisors, a small second lower premolar and a small tragus, which has an equal width over its entire length.

Nycteris hispida (Schreber, 1774)

Vespertilio hispidus Schreber, 1774. Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen: 169—170. — Type locality: Senegal.

Nycteris Daubentonii E. Geoffroy, 1813. Ann. Mus. Hist. Nat., Paris, 20: 19. — Type locality: Senegal.

Nycteris poensis Gray, 1843. Catalogue of the Spec. Mammals of the British Museum, London: 24. — Type locality: Fernando Po.

Rhinolophus Martini Fraser, 1843. Proc. zool. Soc. Lond.: 25—26. — Type locality: Fernando Po.

Nycteris villosa Peters, 1852. Naturwissenschaftliche Reise nach Mossambique, Berlin: 48—50. — Type locality: Inhambane, Mozambique.

Nycterops pilosa Gray, 1866. Proc. zool. Soc. Lond.: 83. — Type locality: Africa.

Nycteris pallida J. A. Allen, 1917. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 37: 425. — Type locality: Faradje, Zaire.

Although most authors indicate 1775 as date of description, it must be 1774.

N. hispida is the most common species of this group (see figure 7), therefore its distribution agrees with the range of the entire group.

The distribution of *N. hispida* in southern Africa is most peculiar. This species is very common southward to 10° S. Further south, there are a few records from Mozambique and Botswana up to 20° S, followed by a large gap. In the Republic of South Africa, an area which has been sampled intensively, only a few specimens were collected, almost on the southernmost point of the continent: Cape of Good Hope (1 in BM and 1 in MSNG). A third record is extensively discussed by Herselman & Norton (1985), who, however, believe that the specimen of Port St Johns (see Ellerman, Morrison-Scott & Hayman 1953) is a juvenile representative of *N. thebaica*. They base their conclusion on the fact that Shortridge collected several *N. thebaica* specimens at the same time and that the smaller size and different colour agrees with those of juvenile specimens caught at the same time of the year. The existence of two *N. hispida* specimens from the Cape of Good Hope make it very likely that this one specimen is indeed a member of the same species.

Also the records of *N. hispida* on Sicily (see e. g. Doderlein 1871 and 1881; Toschi & Lanza 1959 and Van den Brink 1978) are surprising. All these records can be traced back to the very vague record by Malherbe in 1843. Unfortunately, the specimen mentioned by Malherbe has been lost. The suggestion of Toschi & Lanza (1959) that this might be a vagrant of *N. thebaica* from Egypt is probably correct. Malherbe (1843) might have called this specimen *N. hispidus*, because he was not aware of the "recent" description of *N. thebaica* by Geoffroy in 1813.

The pelage colour of *N. hispida* is very variable, but dark beige and dark brown are the most common colour tints. The dominance of these dark tones is mainly due to its common occurrence in the forests.

N. daubentonii is considered a valid taxon by Geoffroy (1813b) only. In his other work, dating from the same year (Geoffroy 1813a), he already mentioned a "Nyctère de Daubenton", without a scientific name, which he claims to be a representative of *N. hispida*. Wagner (1840) was the first to make *daubentonii* a synonym of *N. hispida* on a formal basis.

After Gray (1843), all subsequent references cite *N. poensis* Gray, 1843 as a synonym of *N. hispida* (Schreber, 1774). Eisentraut (1964) even claims it to be a synonym of *N. hispida hispida*.

Only two references (Fraser 1843 and Wagner 1855), report *Rhinolophus martini* as such, but according to Peters (1871), Dobson (1878), Elliot (1907), Cabrera (1908),

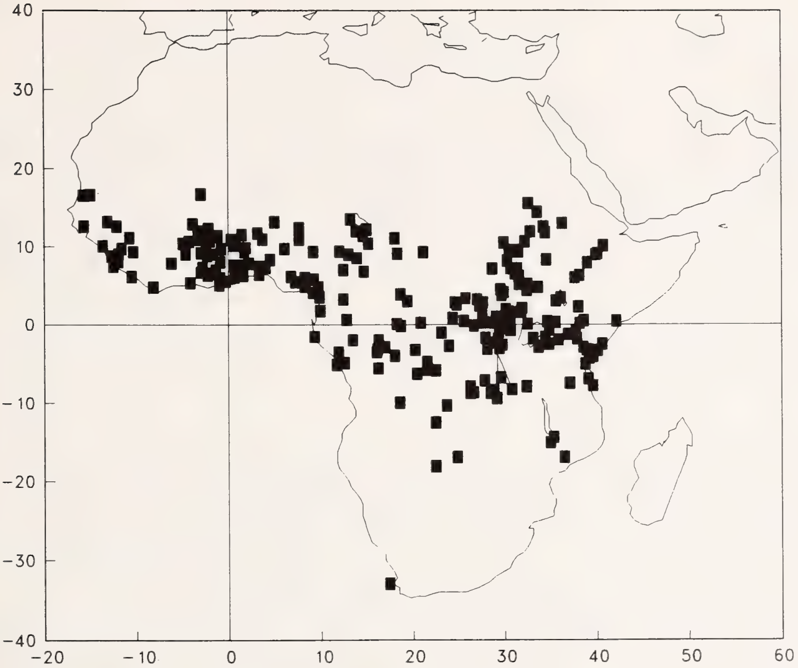


Fig. 7: Distribution map of *Nycteris hispida* (Schreber, 1774).

Allen (1939) and Rosevear (1965), it is clearly a member of the genus *Nycteris*. Most authors put this name in synonymy with *N. hispida* (Schreber, 1774). Braestrup (1935) accepts *N. martini* as a subspecies of *N. hispida*, occurring in the south Sudanese forest area, as counterpart of *N. hispida hispida*, occurring from Senegal to central Sudan. Koopman (1975) could not distinguish these subspecies in the Sudan. The dubious holotype in the BM also confirms it to be a *Nycteris*, but since this specimen is indicated to be the holotype of either *R. martini* or *N. poensis*, its affinity remains puzzling.

Except for the specimen mentioned by Gray (nomen nudum), *N. pilosa* Gray, 1866 is generally considered to be a synonym of *N. hispida* (Schreber, 1774).

N. pallida is widely accepted as a synonym of *N. hispida* (Schreber, 1774), also because all specimens believed to belong to *pallida* were males and these are usually a little smaller than females. The smaller measurements given for *N. pallida* therefore might reflect sexual dimorphism rather than taxonomic differences. Koopman (1965) suggested that a study of topotypical material of *N. hispida* from Senegal might be necessary to determine whether *pallida* can be retained as a valid subspecies of *N. hispida* (Schreber, 1774) as proposed by Braestrup (1935). From his study of Sudanese material Koopman (1975) found *pallida* to be identical with *N. hispida hispida*.

This study indicated that the form *pallida* cannot be separated from the other forms. We follow Verschuren (1957), Koopman (1965, 1975), Rosevear (1965), Hayman, Misonne & Verheyen (1966), Kock (1969) and Hayman & Hill (1971) in regarding *pallida* to be a synonym of *N. hispida*.

It has not been possible to examine specimens of the southern form *villosa*. The few southern African specimens, which were identified as *hispida*, were intermediate in size. One specimen from the Cape of Good Hope is remarkably larger than the others. Roberts (1951) indicated that the locality record for South Africa might be wrong, therefore this Cape of Good Hope specimen might not represent *villosa*. The lack of material makes it impossible to go into this problem more thoroughly.

Our analyses (see figure 5) indicate that *N. hispida* is very uniform throughout its entire distribution area and therefore cannot be divided into subspecies.

Table 3 shows the standard statistical data for all adult representatives of *N. hispida*. Included are the measurements of the paratype of *pallida* and the holotype of either *poensis* or *martini* (It is uncertain to which of these two forms the latter holotype relates). The limits of measurements of the forearm length (Fa: 33.5 to 43.9 mm) are somewhat smaller than those given by Rosevear (1965) and Hayman & Hill (1971), who give 36 to 45 mm. The lower limit is appreciably smaller than the figure given by other authors: 39 to 43 mm (Allen 1959); 39.3 to 43.7 mm (Kulzer 1962); 38 to 41 mm (Ellerman, Morrison-Scott & Hayman 1953); 40.6 to 42.3 mm (Jones 1971); 40 to 41 mm (Hill & Carter 1941); 39 to 42 mm (Monard 1939); 40 to 43.5 mm (Allen 1917) and 36 to 45 mm (Kingdon 1974). The greatest length of the skull (Gls: 15.3 to 18.4 mm) also shows an extension of the lower limit of the range compared with the data found in the literature: Rosevear (1965): 17 to 18.5 mm and Allen (1917): 17.4 to 18.4 mm. The range of other measurements given by Rosevear (1965) includes

Table 3: Measurements of *N. hispida* (in mm).

Var	paratype *pallida*	*poensis* or *martini*	Mean	SD	Min	Max	n
Gls	—	15.8	16.45	0.39	15.3	18.4	748
Cbl	—	13.7	14.13	0.36	12.8	15.7	704
Sw	—	6.7	7.17	0.31	5.8	8.1	793
Zyg	—	9.6	10.10	0.29	8.8	12.0	678
Mast	—	7.9	7.89	0.36	6.3	8.7	746
Brain	—	7.3	7.54	0.25	6.3	8.5	794
c-m^3	5.0	5.0	5.28	0.21	4.6	6.7	870
c-c	4.0	4.0	4.10	0.18	3.5	4.8	814
m^3-m^3	6.0	6.1	6.34	0.23	5.3	7.5	839
Mand	10.6	10.7	10.84	0.33	9.9	13.4	841
c-m_3	5.7	5.8	5.90	0.21	5.1	7.6	860
Fa	—	38.0	38.72	1.65	33.5	43.9	742
Meta 3	—	29.0	29.85	1.70	24.1	34.4	253
3 ph 1	—	20.3	21.57	1.16	16.1	24.8	251
3 ph 2	—	17.6	20.82	1.68	11.2	24.3	247
Meta 4	—	30.7	31.72	1.79	26.2	36.3	249
Meta 5	—	30.7	31.93	1.66	26.9	36.6	246
5 ph 1	—	10.6	11.55	0.75	9.4	13.3	250
5 ph 2	—	8.0	9.43	0.82	7.4	12.0	246
Tib	—	18.0	18.12	1.25	13.8	23.5	258

larger minimum and smaller maximum values: Zyg: 10.0—11.0 mm; c-m^3: 5.4—6.3 mm and m^3-m^3: 5.5—7.0 mm.

Literature citations

All records listed below are mentioned in the combination of names given by the different authors, without any interpretation. If the author mentioned another generic name, this is indicated by "(as *Petalia*)". For every combination of names, all references are given in a chronological order. For every author the country and the locality of origin of the material is indicated. The data, for which an older reference was given, are indicated by e. g. "(see Andersen 1923)".

The synonymy proposed by the author is also mentioned in the list, e. g.: "*poensis* = *hispida hispida*", meaning that the author regards *N. poensis* as a synonym of *N. hispida hispida*; "*aurita* = *hispida aurita*"means that the author retains *N. aurita* only as a subspecies of *N. hispida.*

Nycteris daubentonii E. Geoffroy, 1813

Geoffroy (1813 b): Senegal: TYPE — Desmarest (1820): without locality — Wagner (1840) (1855): *daubentonii* = *hispida* — Peters (1871): *daubentonii* = *hispida* — Dobson (1878): *daubentonii* = *hispida* — Rochebrune (1883): *daubentonii* = *hispida* — Trouessart (1904): *daubentonii* = *hispida* — Elliot (1907): *daubentonii* = *hispida* — Cabrera (1908): *daubentonii* = *hispida* — Allen (1939): *daubentonii* = *hispida* — Rosevear (1965): *daubentonii* = *hispida.*

Nycteris hispida (Schreber, 1774)

Schreber (1774): Senegal: TYPE (as *Vespertilio hispidus*) — Wagner (1840) (1855): Senegal — Malherbe (1843): Sicily — Doderlein (1871) (1881): Sicily — Peters (1871): Senegal; Fernando Po; Ghana: Accra, Dongola; Sudan: Port Rek — Dobson (1878): Khartoum; Fernando Po; Old Calabar; Lagos; Angola; Zanzibar; Cape of Good Hope — Dobson (1879): Zanzibar — Peters (1879): Kenya: Kitui — Dobson (1880): Kenya: Kitui — Rochebrune (1883): Senegal: Thionk, Sorres, Leybar, Gandiole, Dagana, Podor (as *N. hispidus*) — Pagenstecher (1885): British East Africa: Maurui — Jentink (1887 a): Zaire: Banana — Jentink (1887 b): Liberia: Schieffelinsville — Jentink (1888): Liberia: Schieffelinsville (= *N. arge*, see Kuhn 1965); Zaire: Banana — Noack (1889): Angola: Mocamedes (see Jentink 1887); Liberia — Bocage (1890): Guinea Bissau: Bolama — Matschie (1892): Kenya: Pangani; Zanzibar: Ukamba; Sudan: Port Reck; Dongola; Accra; Tschintschoscho; Aguapim — Matschie (1893): Togo: Bismarkburg — True (1893): Sudan: Tana river — Matschie (1894): Cameroon — Matschie (1895): Maurui on the Pangani and West Africa — Thomas (1896): Malawi: Fort Johnston — Matschie (1897): Zanzibar and continental coast — Sjostedt (1897 a) (1897 b): Cameroon: Itoki, Kitta — Neumann (1900): Muansu — Thomas (1901): Sudan: Kaka, Renk — Anderson & de Winton (1902): Sudan: Khartoum — Cabrera (1903): Fernando Po — Trouessart (1904): Egypt — Elliot (1907): Upper Shiré river — Cabrera (1908): Fernando Po; Rio Muni (= Equatorial Guinea) — Sassi (1908): Sudan: Khor Attar, Mongalla — Seabra (1909): Mozambique: Mossamedes — Thomas & Wroughton (1910): Mokia, Mubuku valley (Ruwenzori) (as *Petalia*) — Andersen (1912): Egypt; Sudan; British East Africa; Uganda; Malawi: Fort Johnston; Upper Shiré river; Angola; Guinea; Gambia (as *Petalia*) — Alluaud & Jeannel (1914): Kenya: Kulumuzi caves — Thomas (1915): Zaire: Medje, Poko — Allen (1917): Zaire: Boma, Stanleyville, Avakubi, Medje — Hollister (1918): Sudan: Bor; Kenya: Nairobi, Tana river (as *Petalia*) — Wettstein (1918): Sudan: Tonga, White Nile — Hinton & Kershaw (1920): Sudan: Kongor, Duk Fagwil, Duk Fadiat, Dinka Country — Schwarz (1920): Duma, Melfi, Koloka, Poko (as *Petalia*) — De Beaux (1922): Uganda: Koba (Lake Albert), Entebbe, Bugala island, Bubeke island, Bukasa island, Kitobo island, Gondokoro (as *Petalia*) — Kershaw (1922): Malawi: Chiromo — Kershaw (1923 b): Zaire: Eala, Kwamouth — Loveridge (1923): Tanzania: Madazani — Rodhain (1923): Zaire: Boma — De Beaux (1924): Somalia: Bardera, Afgoi — Kershaw (1924): Sudan: Malek — Cabrera & Ruxton (1926): Zaire: Luluabourg — Rodhain (1926): Zaire: Boma — Cabrera (1929): Rio Muni (= Equatorial Guinea) — Ingoldby (1929): Ghana: Upper Bibianaha, Kumasi, Kintampo — Allen & Coolidge (1930): Liberia: Schieffelinsville, Du river (as *Petalia*) — Zammarano (1930): Somalia: Bardere-Afgoi — Hewitt (1931): Republic of South Africa: E Cape province (as *Petalia*) — Allen & Lawrence (1936): Kenya: Kaimosi, Ngatama — De Beaux (1937): Somalia: Belet Amin, Ola Uager — St. Leger (1937): Kenya: Lodwar — Frechkop (1938): Zaire — Allen (1939): Senegal; Mozambique: Inhambane; Fernando Po — Monard (1939): Guinea Bissau: Mansoa, Echalé, Bagingara, Catlo, Bolama (see Bocage 1890) — Moreau & Pakenham (1940): Zanzibar — Sanderson (1940): Cameroon: Mamfe, Nko — Hill & Carter (1940): Angola: Mossamedes (see Seabra 1909), Mt Moco (see St. Leger 1936) — Matthews (1941): Tanzania: Mto-wa-mbo — Nash (1942): Nigeria: Gadau — Frechkop (1943): Zaire: Mutwanga — Asdell (1946): Central and West Africa — Schouteden (1947): Zaire: Boma, Kunungu, Kasenga, Luluaburg, Mweka, Boende, Karawa, Stanleystad, Avakubi, Makala, Fundi, Buta, Djamba, Panga, Medje, Poko, Mulungu, Mutwange, Mongbwalu, Moliro, Pweto; Duma, Koloka (see Schwarz 1920) — Cansdale (1948): Ghana — Malbrant & Maclatchy (1949): Mozambique (see Allen 1939); Zaire: Boma (see Lang & Chapin 1917), Kwamouth, Eala, Kunungu (see Schouteden 1947); Congo: Fougamou, Brazzaville, Ngabé — Sanborn (1950): Angola: Dundo — Swynnerton & Hayman (1951): Tanzania: Maurui, Bagiro, Madazini, Mwanza, Zanzibar — Aellen (1952): Egypt and Sudan to Malawi, Kenya, Uganda, Tanzania, Angola and Gambia; Cameroon: Itoki, Kitta (see Sjostedt 1897 a), Mamfe (see Sanderson 1940), Campo, Ndikinimeki, Tibati, Fernando Po — Basilio (1952): Rio Muni (= Equatorial Guinea) — Ellerman, Morrison-Scott & Hayman (1953): Republic of South Africa: Port-St-Johns (see Hewitt 1930); Mozambique: Inhambane; Angola: Mocamedes, Mount Moco; Tanzania; Kenya; from South Sudan West to Senegal — Garnham & Heisch (1953): Zaire: Boma (see Rodhain 1926) — Hopkins & Rothschild (1953): Ghana — Fain (1953): Zaire: Mount Korovi, Kawa, Mongbwalu (see Schouteden 1947) — Rosevear (1953): from Senegal to Angola and Sudan — Ellerman (1954): Republic of South Africa: Port-St-Johns (see Hewitt 1930) — Hayman (1954): Zaire: Banana, Beno, Paulis, Kasaji; Rwanda: Astrida — Dekeyser (1955): Mozambique; East and Central Zaire; Cameroon; Fernando Po; Nigeria; Ghana; Senegal; Guinea Bissau — Lips & Rodhain (1956): Zaire — Harrison (1957): Tanzania: Tumba — Verschuren (1957): Zaire: Gangale-na-Bodio, Cel II, Bagunda, Kasai, Maleli, Haute Makpe, PPK. 56, Ndelele, Nadegbe, PPK. 72, Nampume, PFSK-8, PFSK-17, Meridi, Aka, Utukuru, Moko — Benoit (1958): Tanzania: Shirati; Rwanda: Musha — Blancou (1958): Central African Republic: Ndélé — Chapman (1958): Tanzania: Rukwa valley — Booth (1959): Ghana: Accra Plain — Funaioli (1959): Somalia: Alto and Basso Giuba (see De Beaux 1924, 1939 and Zammarano 1930) — Toschi & Lanza (1959): Sicily (see Malherbe 1843 and Doderlein 1871, 1881); Egypt; Sudan; Kenya; Uganda; Tanzania; Malawi; Angola; Gambia — Ansell (1960): Zambia: Chavuma, Kabompo, Limalunga — Kuhn (1962): Liberia: Harbel — Kulzer (1962): Kenya: Lembeni — Rahm & Christiaensen (1963): Zaire: Nyambasha — Lehmann (1964): Upper Nile — Koopman (1965): Zaire: Avakubi, Medje, Stanleyville, Boma, Irumu, Kasenyi, Luluabourg — Rosevear (1965): Republic of South Africa: Port-St-James; Senegal: Dialoco; Nigeria: Panyam, Zaria; Zaire: Garamba; Sierra Leone: Njala — Verschuren (1965): Tanzania: Serengeti Park — Brosset (1966 a): Congo: Sibiti — Brosset (1966 b): Gabon: Makokou — Ellerman & Morrison-Scott (1966): Senegal — Hayman, Misonne & Verheyen (1966): Rwanda: Astrida, Kisenyi; Zaire: Avakubi, Bambesa, Banana, Bokuma, Bolobo, Boma, Buta, Djamba, Djeka, Eale, Faradje, Fundi, Ikela, Lake Kisale, Kamituga, Karawa, Kasanga, Kiambi, Mount Korovi, Koteli, Kunungu, Kwamouth, Leverville, Leopoldstad, Lukonzolwa, Luluaburg, Makala, Makengo, Medje, Moliro, Mongbwalu, Mukishi, Mulungu river, Mushie, Mutwanga, Mweka, Nyambasha, Paulis, Poko, Pweto, Rutshuru, Stanleyville, Aka, Bagunda, Gangala na Bodio, Goma, Kaswabilenga, Lake Kivu, Kyangvinionge, Mabwe, Makpe river, Maleli, Meridi, Moka, Musosa, Mutsora, Nampume, Ndelele, PPK. 56, PPK. 72, PFK. 8, PFK. 17, Garamba National Park, Teturi, Tshambi, Utukuru, Vitshumbi, Yangambi, Mayumbe, Zobia, Cel II, Bukavu, Irumu, Ishango, Kakungu, Kassi, Kamande, Kasaka, Kissisile, Lake Katanda, Kiavikere, Kitonga, Makpe river, Murambi, Mutsora, Nadegbe, Nampume, Beno, Samboko, Vankerckhoveville — Rahm (1966): Zaire: Kisanga — Rahm & Christiaensen (1966): Zaire: Malambo — Ansell (1967): Zambia: Salujinga, Chunga, Lochinvar Ranch — Verschuren (1967): Zaire: Bukavu, Kamande, Kasaka, Ishango, Kitonga, Lake Katanga — Williams (1967): East Africa — Krampitz (1968): Uganda: Tororo — Lanza & Calloni (1970): Somalia — Niort (1970): Burundi: Bujumbura, Kiremba — Fain (1971): Zaire: Rutshuru — Funaioli (1971): Somalia: Giohar — Grubb (1971): Ghana: Achimota, Bole, Kintampo (Saunders Falls) — Anciaux de Faveaux (1971): Rwanda: Butare — Jones (1971): Rio Muni (= Equatorial Guinea): Ikunde — Keymer (1971): Zaire — Ansell (1973): Zambia: Kalabo — Ansell (1974): Zambia: Nyansowe river, Sakeji Headwaters, Sumbu — Howell (1974): Tanzania: Lake Rudolf, Fergusons Gulf (see also Harrison 1960), Central Island — Seal & Makey (1974): from southern Africa to Senegal — Vielliard (1974): Nigeria: Baga-Kawa; Chad: Djiboulboul, Chari-delta, Logone-Gana — Fenton (1975): Zimbabwe — Jeffrey (1975): Ghana: Pampramase — Adam & Hubert (1976): Senegal: Rosso, Sangalkan, Kedougou, Badi (see Aellen 1956) — Verschuren (1976): Guinea: Nimba (see Aellen) — Bergmans (1977): Nigeria: Ibadan, Shaguna — Rautenbach (1978): southern Africa (forest) — Delany & Happold (1979): Gabon: Makokou (see Brosset 1966 c); Uganda:

Ruwenzori Park; Kenya: Loraki (see Coe 1972) — Corbet & Hill (1980): from Senegal to Ethiopia and Republic of South Africa — Van den Brink (1978): Sicily — Swanepoel, Smithers & Rautenbach (1980): southern Africa — Verschuren (1980): Burundi: Rusizi Delta — Kock (1981 b): Burundi: Kayanza — Qumsiyeh & Schlitter (1981): Mauretania: Garak — Koopman (1982): from Senegal to Somalia to Angola and Republic of South Africa, Zanzibar, Bioko — Anciaux de Faveaux (1983): Zaire: Shaba, Upemba Park; Rwanda — Brosset (1984): Guinea: Mount Nimba (see Aellen) — Herselman & Norton (1985): Republic of South Africa: Port St Johns (probably juvenile *N. thebaica*) — Infuta (1985): Zaire: Bafwasenda Road, km 44, near Kisangani — Feiler (1986): Angola: Between Funda and Luanda — Koopman (1986): Sudan: Bangangai Forest — Happold, Happold & Hill (1987): Malawi: Fort Johnston, Kota Kota, Livingstonia, Upper Shire valley, (all see W. F. H. Ansell) and Zoa Estate (?) — Lee, Bickham & Schlitter (1989): Somalia: 1.5 km S, 0.5 km E of Giohar.

Nycteris hispida hispida (Schreber, 1774)

Braestrup (1935): Nigeria: Mopti, Kabar; Sudan: Tonga, Bor. (*N. hispida hispida* is the race from Northern Sudan) — Aellen (1956): Senegal: Badi — Eisentraut (1956) (1957): Cameroon: Buea — Perret & Aellen (1956): Cameroon: Mintyamiyumin, Foulassi, Bangwa, Yaoundé — Anciaux de Faveaux (1958): Zaire: Pweto, Mukishi (see Schouteden 1947), Kasaji (see Hayman 1954) — Swynnerton (1958): Tanzania: Serengeti National Park — Vercammen-Grandjean & Fain (1958): Rwanda: Astrida — Aellen (1963): Liberia: Ziéla, Zouguépo — Eisentraut (1964): Fernando Po (see Dobson 1878) — Vercammen-Grandjean (1964): Rwanda: Astrida — Kuhn (1965): Liberia: Du river, Harbel — Aellen (1966): Rwanda: Nyarutovu — Funaioli & Simonetta (1966): Somalia — Hayman (1967): from Angola to Zaire, Zanzibar, Tanzania, W-Kenya, Uganda, Sudan, Somalia, west to Senegal — Hill (1968): Cameroon: Nyasoso, Mount Kupe — De Vree, De Roo & Verheyen (1969): Togo: Ahoué-houé, Atakpame, Nanergou Nuatja, Paio — Kock (1969): Sudan: Subeigh Forest Reserve, Buram, Angolo, Dongola, Port Req, Khartoum, Renk, Kaka, Tonga, Bor, Duk Fadiat, Duk Fagwil, Kongor, Gondokoro, Malek, Meridi, Lake No, Hellet Nuer, Bahr-el-Zeraf, Wad Medani, Fora, Dilling, Khor Attar, Mongalla, 40 mi N of Bor, Lado; Zaire: Duma, Koloka; Chad: Melfi; Kenya: Sala; Burkina Faso: Nouna — De Vree, Hulselmans & Verheyen (1970): Togo: Togoville, Namoundjoga — De Vree (1971): Ivory Coast: Adiopodoumé — De Vree, Van der Straeten (1971): Togo: Borgou — Hayman & Hill (1971): from Angola to Zaire, Zanzibar, Tanzania, W-Kenya, Uganda, Sudan, Somalia, west to Senegal — Roche (1971): Guinea Bissau: Sérédou — Eisentraut (1973): Fernando Po; Cameroon: Mount Cameroon, Kupe — Largen, Kock & Yalden (1974): Ethiopia: Bahadu, Filwoha, Awash Falls, Gambela, Bulcha Forest, 10 mi N of Lake Rudolf, W coast of Lake Abaya, W coast of Lake Chamo, Pokwo — Koopman (1975): Sudan: Torit, Terangole, Logurun, Parajok, Palwar, Kapoeta, Nimule, Mongalla, Lafon, Meridi, 100 mi N of Wau, Lake Nyibor, Tonj, Kongor, Bor, Tonga, Khor Attar, Kaka, Lake No, Renk, Malek, 40 mi N of Bor, Duk Faiwil, Disa, Subeigh Forest Reserve, Buram, Angolo, Khartoum, Duk Fadiat (see Hinton & Kershaw 1920), Wad Medani, Meshra er Req, Dilling, Fora, Dongola (see Kock 1969) — Gallagher & Harrison (1977): Zaire: Scierie Forest (30 km S of Kindu), Avakubi, Ankoro — Koopman, Mumford & Heisterberg (1978): Burkina Faso: Arly National Park, Djipologo, Founzan, Goden, Konikira, Koutoura, Nobéré, Orodara, Oulu, Sideradougou; Mali; Togo; Ghana; Ivory Coast — Robbins (1980): Togo: Agou, Dapango; Benin: Guene, Nikki, Segbana, Zizonkame — Schlitter et al. (1983): Central African Republic: Gounda Camp, St.-Floris National Park, Birao, Nola, Manovo — Hill (1983): Central African Republic.

Nycteris hispida martini (Fraser, 1834)

Braestrup (1935): this name might be retained for the dark forest form — Koopman (1965): subspecies of South Sudan (see Braestrup 1935).

Nycteris hispida pallida J. A. Allen, 1917

Braestrup (1935): S Sudan — Koopman (1965)?: Zaire: Faradje, Vankerckhoveville.

Nycteris hispida villosa Peters, 1852

Dobson (1878): Mozambique: Inhambane (as var. a.) — Noack (1889): southeast Africa — Trouessart (1904): Central and East Africa — Roberts (1951): Republic of South Africa: Cape of Good Hope (see Smith) — Hayman (1967): Republic of South Africa; Mozambique — De Sousa Diaz (1968): Mozambique: Inhambane — Hayman & Hill (1971): Republic of South Africa; Mozambique — Smithers & Tello (1976): Mozambique: S of Villa Gouveia, Cabora Bassa, Inhambane — Bruton (1978): Republic of South Africa: Manzengwenya Forest Station — Smithers & Wilson (1979): Zimbabwe: Pungwe river.

"*Rhinolophus martini*" Fraser, 1843

Fraser (1843): Fernando Po: TYPE — Wagner (1855): Fernando Po — Peters (1871): *martini* = *hispida* — Dobson (1878): *martini* = *hispida* — Elliot (1907): *martini* = *hispida* — Cabrera (1908): *martini* = *hispida* — Allen (1939): *martini* = *hispida* — Rosevear (1965): *martini* = *hispida.*

Nycteris pallida J. A. Allen, 1917

Allen (1917): Zaire: Faradje: TYPE; Vankerckhoveville — Gyldenstolpe (1928): Zaire: Irumu — Braestrup (1935): *pallida* = *hispida* — Frechkop (1938): Zaire — Allen (1939): Zaire: Faradje; from northeast Zaire to Liberia (see Allen 1917) — Schouteden (1947): Zaire: Leopoldville, Kwamouth, Mushie, Leverville, Luluabourg, Eala, Stanleyville, Avakubi, Djamba, Koteli, Mukishi, Faradje, Vankerckhoveville (see Allen 1917), Irumu (see Gyldenstolpe 1928) — Malbrant & Maclatchy (1949): from northeast Zaire to Liberia; Zaire: Kinshasa, Kwamouth — Aellen (1952): Chad: Mangeigne (see Malbrant 1952) — Dekeyser (1955): Liberia; northeast Zaire; southeast Chad — Verschuren (1957): *pallida* = *hispida* — Blancou (1958): Central African Republic: Mangueigne — Koopman (1965)?: *pallida* = *hispida* — Rosevear (1965): *pallida* = *hispida* — Hayman, Misonne & Verheyen (1966): *pallida* = *hispida* — Hayman (1967): *pallida* = *hispida* — Kock (1969): *pallida* = *hispida hispida* — Hayman & Hill (1971): *pallida* = *hispida* — Vielliard (1974): Chad: Mangueigne (see Malbrant 1952) — Koopman (1975): *pallida* = *hispida.*

Nycteris pilosa (Gray, 1866)

Gray (1866): Africa: TYPE Nomen Nudum (as *Nycterops pilosa*) — Peters (1871): *pilosa* = *hispida* — Dobson (1878): *pilosa* = *hispida* — Elliot (1907): *pilosa* = *hispida* — Cabrera (1908): *pilosa* = *hispida* — Allen (1939): *pilosa* = *hispida* — Rosevear (1965): *pilosa* = *hispida.*

Nycteris poensis Gray, 1843

Gray (1843): Fernando Po: TYPE Nomen Nudum — Peters (1871): *poensis* = *hispida* — Dobson (1878): *poensis* = *hispida* — Allen (1939): *poensis* = *hispida* — Eisentraut (1964): *poensis* = *hispida hispida* — Rosevear (1965): *poensis* = *hispida.*

Nycteris villosa Peters, 1852

Peters (1852): Mozambique: Inhambane: TYPE — Wagner (1855): Mozambique: Inhambane — Peters (1871): Mozambique: Inhambane — Allen (1939): *villosa* = *hispida* — Rosevear (1965): *villosa* = *hispida* — Kock (1969): *villosa* = *hispida villosa.*

Specimens examined

Nycteris hispida (Schreber, 1774)

Angola: 3 specimens: Alto Chicapa (BM: 1); Dundo (BM: 2);

Benin: 48 specimens: Guene (USNM: 4); Nikki (USNM: 10); Segbana (USNM: 2); Zizonkane (USNM: 32);

Botswana: 4 specimens: Xugana (USNM: 4);

Burkina Faso: 149 specimens: Arly (USMN: 62); Djipologo (USNM: 9); Founzan (USNM: 22); Goden (USNM: 35); Konankira (USNM: 2); Koutoura, 5 km SW (USNM: 14); Nobere, 1 km S (USNM: 4); Nouna (SMF: 1); Orodara, 27 km ENE (USNM: 24); Oulo (USNM: 3); Sideradougou (USNM: 17);

Burundi: 1 specimen: Kayanza (SMF: 1);

Cameroon: 236 specimens: ? (KMMA: 1); Bibundi (ZMH: 1); Bitye (BM: 5, KMMA: 2); Bota (BM: 1) Campement du Grand Capitaine (KMMA: 1); Djohong (KMMA: 2); Galim (KMMA: 1); Gueme (KMMA: 146); Mamfe (BM: 2); Mbongo (BM: 1); Mueli (ZFMK: 1); N'ko (BM: 1); Nyasoso (ZFMK: 1); Tisongo (USNM: 1); Touroua (KMMA: 1); Victoria (BM: 1); Waza (KMMA: 6, ZFMK: 12); Waza, 35 km N (ZFMK: 19); Yagoua (KMMA: 29);

Central African Republic: 7 specimens: Gounda Camp (CM: 7);

Chad: 8 specimens: Melfi (ZMH: 1); Melfi area (SMF: 5); N'Djamena (USNM: 1); Sarh (USNM: 1);

Congo (Brazzaville): 1 specimen: Mayumbe (KBIN: 1);

Equatorial Guinea: 4 specimens: Bata (KMMA: 1); Benito river (BM: 3);

Ethiopia: 26 specimens: Arba Minch (SMF: 1); Aseita (USNM: 8); Bahadu (BM: 1); Bulcha (BM: 1); Filwoha (USNM: 1); Filwoha Awash (BM: 1); Gambela (BM: 1, CM: 1, ZFMK: 7); Lado (ZFMK: 1);

Melka Were (ROM: 1); Pokwo (SMF: 2);

Fernando Po: 2 specimens: ? (Holotype *poensis* or *martini*, BM: 1); ? (BM: 1);

Gabon: 4 specimens: Makokou (MNHN: 1); Omboue (USNM: 3);

Gambia: 4 specimens: Dialocote (BM: 4);

Ghana: 122 specimens: Aburi (USNM: 1); Accra (BM: 1); Bangwon (USNM: 2); Bibiani (BM: 1); Damongo (BM: 1); Dormaa Ahenkro (BM: 3); Gold Coast (BM: 3, USNM: 1); Karoga (BM: 1); Kokofu (USNM: 1); Kumasi (BM: 1); Lovi Camp, Mole Game Reserve (BM: 1); Mampong (BM: 1); Mankesin (USNM: 1); Mole Motel, Damongo (BM: 4); Nabogo (USNM: 6); Oda (BM: 1); Pampramase (BM: 1); Pirisi (USNM: 27); Prang (BM: 2); Pulima (USNM: 18); Sakpa (USNM: 40); Sawla, 15 mi E (BM: 3); Sogakofe (BM: 1);

Guinea: 1 specimen: Ouassou (NMW: 1);

Ivory Coast: 27 specimens: Adiopodoumé (KMMA: 5, USNM: 1); Bouna (USNM: 3); Kong (USNM: 16); Tule (USNM: 2);

Kenya: 33 specimens: Athi river (USNM: 2); Benane (ROM: 1); Central island, Lake Turkana (BM: 1); Ferguson's Gulf (BM: 1); Keekevok (ROM: 1); Keekevok, Mara river (ROM: 1); Kilifi (ROM: 1, USNM: 1); Kipkabu (BM: 1); Kisii (BM: 1); Kwale (RMNH: 1); Leopard Rock Lodge, Meru National Park (SMF: 1); Lodwar (BM: 1); Machakos district (BM: 1); Malindi (BM: 1); Marsabit Road (USNM: 1); Mazeras (BM: 1); Molo (CAS: 1); Mumias (BM: 1); Murango (BM: 8); Nairobi (USNM: 1); Sala (SMF: 2); Tana river (USNM: 1); Tiwi (ROM: 1);

Liberia: 3 specimens: Mount Barclay (BM: 1); Harbel (USNM: 1); Schieffelinsville (RMNH: 1);

Malawi: 4 specimens: Fort Johnston (BM: 2); Upper Shire river (BM: 1, SMND: 1);

Mali: 1 specimen: Kabara (ZMUC: 1);

Mauretania: 52 specimens: Garak (USNM: 52);

Mozambique: 2 specimens: Quilimane (ZMH: 2);

Namibia: 1 specimen: Nampini (KM: 1);

Nigeria: 56 specimens: ? (BM: 1); Afon (USNM: 13); Araba (BM: 3); Asaba (BM: 3); Dikwa, 31 mi NE (USNM: 10); Ibadan (BM: 2); Igbo-Ora (USNM: 1); Karaduwa (USNM: 3); Lagos (BM: 2); Numan (BM: 1); Old Calabar (BM: 2); Panyam (BM: 1); Umuahia (BM: 4); Yo, Yobe river (BM: 6); Zaria (BM: 1); Zungeru (USNM: 5);

Republic of South Africa: 2 specimens: Cape of Good Hope (BM: 1, MSNG: 1);

Rwanda: 8 specimens: Butare (KMMA: 2); Kisenyi (KMMA: 1); Rukara (KMMA: 5);

Senegal: 38 specimens: Badi (KMMA: 1); Diattacounda (ZFMK: 15); Kedougou (USNM: 4); Podor (USNM: 18);

Sierra Leone: 11 specimens: Bonthe (BM: 2, NMBE: 2); Makeni (BM: 1); Musaia (BM: 1); Njala (BM: 4); Rokupr (BM: 1);

Somalia: 3 specimens: ? (USNM: 1); Afmadu (MZUF: 2);

Sudan: 119 specimens: Angolo (SMF: 7); Bor (USNM: 8); Bor, 40 mi N (BM: 1); Buram (SMF: 18); Dinka Country (Duk Fagul) (USNM: 1); Disa (BM: 3); Gallabat (NMW: 1); Hellet Nuer (ZFMK: 2); Kaka (BM: 6); Kapoeta (USNM: 2); Khartoum (BM: 1, NMW: 12); Khor Attar (NMW: 1); Kongor (BM: 4, KM: 2); Lafon (ZMUC: 9); Mongalla (BM: 3, NMW: 3, ZMUC: 5); Lake No (ZFMK: 1); Renk (BM: 2); Shambe (ROM: 1); Subeigh Forest Reserve (SMF: 7); Tonga (BM: 1, NMW: 13); Tonj (BM: 1, ROM 1); Torit (USNM: 1, ZMUC: 1); Wad Medani (ROM: 1);

Tanzania: 13 specimens: Amani (TM: 1); Dar es Salaam (BM: 1); Grummetti (BM: 1); Ilonga Research and Training Centre (BM: 1); Kisarawe (BM: 1); Mikumi National Park H. Q. (BM: 1); Minaki, St. Andrews College (KU: 3); Seronera (KBIN: 1); Tanganika (NMW: 1); Ukara (BM: 2);

Togo: 51 specimens: Agou (USNM: 1); Anonoe (KMMA: 3); Atakpame (KMMA: 1); Borgou (KMMA: 2); Dapango (USNM: 2); Namoundjoga (KMMA: 2); Nanergou (KMMA: 38); Paio (KMMA: 1); Togoville (KMMA: 1);

Uganda: 12 specimens: Budongo Forest (ROM: 1); Buligi (ROM: 1); Entebbe (BM: 3); Kasenyi (CAS: 1); Katwe (CAS: 2, ROM: 1); Masindi (BM: 1); Mbarara (BM: 1); Wasa river, Chemliki valley (BM: 1);

Zaire: 231 specimens: Albert Park (KBIN: 5); Avakubi (BM: 1, KMMA: 3); Bambesa (KMMA: 3); Banana (KMMA: 2); Boende (KMMA: 3); Bokuma (KMMA: 2); Bolobo (KMMA: 1); Boma (KMMA: 1); Buta (KMMA: 7); Djeka (KMMA: 1); Duma (SMF: 2); Eala (KMMA: 1); Faradje (Paratype *pallida*, KMMA: 1); Fundi (KMMA: 1); Garamba Park (KBIN: 45, KMMA: 26); Goma (KBIN: 2); How . . . (E-ZAI) (RMNH: 1); Ikela (KMMA: 2); Irangi (RMNH: 1); IRSAC Labo, Lake Kivu (KMMA: 1); Ishango-Kiayinonge, road (KBIN: 1); Isiro (KMMA: 1); Kadin, Lake Kisale (KMMA: 1); Kakungu (KMMA: 1);

Kamituga (KMMA: 1); Kananga (BM: 8, KMMA: 3); Karawa (KMMA: 1); Kasaji (KMMA: 1); Kasenyi (KBIN: 1); Kasongo (KMMA: 1); Kassi river (KMMA: 1); Kaswabilenga (KBIN: 1); Kawa (BM: 2, KMMA: 1); Kiambi (KMMA: 1); Kingabwe (KMMA: 1); Kinshasa (KMMA: 1); Kisangani (KMMA: 3); Kisangani-Ituri (KMMA: 1); Lake Kivu (KBIN: 1); Mount Korovi (KMMA: 1); Koteli (KMMA: 1); Kunungu (KMMA: 1); Kwamouth (KMMA: 1); Kyavinionge (KBIN: 1, KMMA: 1); Leverville (KMMA: 1); Lukonzolwa (KMMA: 1); Lwiro (ZMZ: 1); Mabwe river (KBIN: 7); Makala (KMMA: 2); Makengo (KMMA: 1); Upper Makpe (KBIN: 2, KMMA: 3); Maleli (KBIN: 2, KMMA: 1); Medje (KMMA: 1); Meridi (KBIN: 1); Moko (KBIN: 2); Moliro (KMMA: 1); Mongbwalu (KMMA: 5); Mukishi (KMMA: 1); Murambi (KMMA: 2); Mushie (KMMA: 1); Musosa (KBIN: 1); Mutsora station (KBIN: 1, KMMA: 4); Mutwanga (KMMA: 2); Mweka (KMMA: 1); Nadegbe (KMMA: 2); Nampume (KBIN: 2, KMMA: 1); Ndelele (KBIN: 1); Ndwa (KMMA: 1); Nyambasha (KMMA: 4); Ogooue (ZMH: 1); PFSK 8 (KMMA: 3); Poko (BM: 1, KMMA: 3); Pweto (KMMA: 1); Rutshuru (KBIN: 1, KMMA: 2); Rutshuru-Ebene (NMW: 1); Tandala (USNM: 2); Teturi (KBIN: 1); Tschakala (KMMA: 1); Utu (KMMA: 1); Utukuru (KBIN: 1); Uvira (NMW: 2); Vitshumbi (KBIN: 1); Yalosemba (USNM: 1); Yangambi (KBIN: 1);

Zambia: 2 specimens: Balovale (KM: 2);

Unknown country: 15 specimens: ? (KMMA: 3, ROM: 1); Batunga (ZFMK: 2); Rukwa (KBIN: 2); Ruwenzori SE (BM: 4); Tropical Africa (ZMH: 2); Upper Nile (BM: 1).

Nycteris grandis Peters, 1865

Nycteris grandis Peters, 1865. Monatsb. k. preuss. Akad. Wiss. Berlin: 358—359. — Type locality: Guinea.

Nycteris Baikii Gray, 1866. Monatsb. k. preuss. Akad. Wiss. Berlin: 672. — Type locality: Baikie, West Africa.

Nycteris marica Kershaw, 1923. Ann. Mag. Nat. Hist., (9) 12: 534—535. — Type locality: Tindiga, Kilosa, Tanzania.

Nycteris proxima Lönnberg & Gyldenstolpe, 1925. Ark. Zool., 17B: 1—2. — Type locality: Kartoushi, Zaire.

Nycteris graudis Baker, Honeycutt & Van den Bussche, 1991. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 206: 46. [Lapsus].

The distribution of *N. grandis* is limited to the rain forests, as shown in figure 8. The species is also found in the coastal forests of East Africa. It is not surprising to find that dark beige to dark brown is the most dominant colour variation of the pelage in this species.

Due to its very large dimensions, *N. grandis* cannot be confused with any other species of the genus. Kock (1981a) considers *marica* as a valid subspecies in East and southern Africa, however without mentioning the nominal subspecies. The other forms *N. baikii* Gray, 1866 and *N. proxima* Lönnberg & Gyldenstolpe, 1925 are considered to be mere synonyms of *N. grandis* Peters, 1865. Peters (1867) was already the first to point this out for *N. baikii*.

Our analyses indicate that *N. grandis* is very uniform throughout its entire distribution area. Therefore the proposed subdivision into subspecies is rejected.

Table 4 shows the standard statistical data for *N. grandis*. The forearm length of the paralectotype or syntype of *N. grandis* has been included, as are the measurements of the holotype of *marica*.

Whenever comparing *N. hispida*, *N. aurita* and *N. grandis*, the minimal values of *N. grandis* are always larger than the maximal values for *N. aurita*. *N. hispida* only shows a larger value for Zyg and 5 ph 2. The minimal value of the Zygomatic width of *N. grandis* seems to be exceptionally small and might have been measured on an aberrant specimen. The overlap for 5 ph 2 is a result of an extremely large specimen of *N. hispida*.

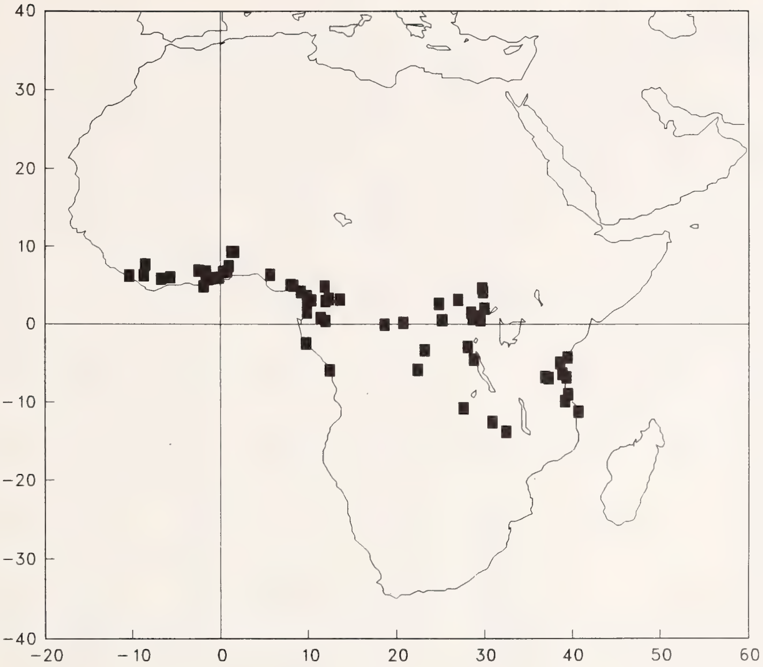


Fig. 8: Distribution map of *Nycteris grandis* Peters, 1865.

The measurements of the forearm length found in this study extend the lower limit of the known range as presented by Rosevear (1965); Hayman & Hill (1971) and Kingdon (1974): 57 to 66 mm. The same is true for all other measurements given by Rosevear (1965): Gls: 26.0−27.0 mm; Zyg: 16.0−17.0 mm; c-m^3: 9.1−9.7 mm and m^3-m^3: 10.4−10.9 mm.

Literature citations

Nycteris baikii Gray, 1866

Gray (1866): Baikie, West Africa TYPE, Nomen Nudum — Peters (1867): *baikii* = *grandis* — Allen (1939): *baikii* = *grandis* — Rosevear (1965): *baikii* = *grandis*.

Nycteris grandis Peters, 1865

Peters (1865): Guinea: TYPE — Peters (1867): Baikie — Peters (1871): Guinea — Dobson (1878): Ghana: Accra; Guinean Coast — Dobson (1879) (1880): Zanzibar — Thomas (1880): Cameroon: Old Calabar — Jentink (1887 b): Du Queah river — Jentink (1888): Liberia: Du-Queah river (Hilltown) — Noack (1889): Zaire: Netonna; West Africa (see Dobson 1878); Liberia (see Jentink 1887 b) — Matschie (1893): Ghana; Zanzibar — Matschie (1895): Zanzibar; Comores; Guinea — Matschie (1897): Zanzibar — Trouessart (1904): West Africa and Zanzibar — Andersen (1912): Zanzibar to Congo and to Old Calabar (as *Petalia*) — Jordan & Rothschild (1914): Namibia: Spitzkoppe — Thomas (1915): Zaire: Poko — Schwarz (1920): Poko (see Thomas 1915) (as *Petalia*) — Cabrera & Ruxton (1926): Zaire: Luluaburg — Ingoldby (1929): Ghana — Allen & Coolidge (1930): Liberia: Du river (as *Petalia*) — Hayman (1935): Ghana: Goaso — Jordan (1936): Namibia: Spitzkopje — Frechkop (1938): Zaire — Allen (1939): Guinea, West Africa — Moreau & Pakenham (1940): Tanzania: Pemba, Zanzibar — Eisentraut (1941) (1956) (1957): Cameroon:

Table 4: Measurements of *N. grandis* (in mm).

Var	paralecto- or syntype *grandis*	Holotype *marica*	Mean	SD	Min	Max	n
Gls	—	25.0	25.20	0.74	23.3	27.5	70
Cbl	—	22.1	22.04	0.73	20.0	25.0	70
Sw	—	10.0	11.85	0.92	10.0	17.7	70
Zyg	—	16.0	16.17	0.82	11.5	17.4	64
Mast	—	11.0	11.26	0.44	9.7	12.1	69
Brain	—	10.9	10.80	0.39	10.0	11.8	69
c-m^3	—	8.7	8.80	0.30	7.9	9.7	79
c-c	—	6.8	7.13	0.36	6.3	8.5	74
m^3-m^3	—	9.7	10.38	0.39	9.3	11.5	76
Mand	—	17.5	18.10	0.63	16.5	20.5	77
c-m$_3$	—	9.8	10.15	0.36	9.2	11.2	77
Fa	56.0	58.5	58.25	2.60	51.6	64.5	85
Meta 3	—	44.9	43.35	2.54	36.7	48.8	32
3 ph 1	—	30.2	29.28	1.07	25.9	31.3	31
3 ph 2	—	29.0	30.28	1.53	25.6	33.3	31
Meta 4	—	47.2	46.02	2.33	40.7	51.0	31
Meta 5	—	52.3	50.14	2.39	44.3	55.8	32
5 ph 1	—	16.5	16.18	0.93	13.5	18.2	32
5 ph 2	—	13.6	14.01	0.98	11.3	15.6	32
Tib	—	30.0	30.13	2.21	24.6	34.6	33

Mubenge-Isongo — Schouteden (1947): Zaire: Poko, Beni, Netonna near Banana (see Noack 1889), Luluaburg (see Cabrera & Ruxton 1926); Cameroon: Bitye — Cansdale (1948): Ghana — Malbrant & Maclatchy (1949): Zaire: Bitye, Banana (see Schouteden 1947); Gabon — Swynnerton & Hayman (1951): Tanzania: Pemba, Zanzibar — Aellen (1952): from Zanzibar to Zaire and Ghana; Cameroon: Bitye, Mubenge-Isongo (see Eisentraut 1942) — Garnham & Heisch (1953): Liberia (see Theiler 1930) — Hopkins & Rothschild (1953): Namibia: Spitzkoppe — Rosevear (1953): from Ghana to Zaire — Dekeyser (1955): Ghana; South Nigeria; Cameroon; Zaire; Zanzibar — Perret & Aellen (1956): Cameroon: Mintyaminyumin, Ngam, Bitye (see Schouteden 1947) — Verschuren (1957): Zaire: Haute Magbwamu, Kalikimvua — Anciaux de Faveaux (1958): Zaire: Lusengi — Benoit (1958): Zaire: Lusengi — Blancou (1958): Central African Republic: Bangui — Harrison (1959): Zimbabwe: Chirundu — Kuhn (1962): Liberia: Freemantown — Aellen (1963): Liberia: Ziéla — Rees (1964): Tanzania: Ulanga district — Kuhn (1965): Liberia: Hilltown, Du river, Freemantown, Harbel — Rahm (1965): Zaire: Kisanga — Rosevear (1965): Guinea; Tanzania: Tingida, Kilosa; Nigeria: Benin — Brosset (1966 a): Congo: Dimonika — Brosset (1966 b): Gabon: Bélinga-Makokou (Loa-Loa) — Hayman, Misonne & Verheyen (1966): Zaire: Beni, Biyonga, Bokuma, Epulu, Omaniundu, Poko, Putnam Camp, Kilikimvua, Mogbwamu river, Djuma river, Makayva river, Ituri, Luluaburg, Mulolo, Kartoushi — Rahm (1966): Zaire: Kisanga — Ansell (1967): Zambia: Luangwa valley; Zimbabwe: Chirundu (see Harrison 1959); Malawi: Liwonde (see Hanney 1963); Tanzania: Dar es Salaam; Congo: Benito river; Zaire: Ituri, Luluabourg; Benin; Gabon; Cameroon; Ghana — Hayman (1967): Guinea to Cameroon; Zaire; Uganda; Tanzania; Zanzibar; Zimbabwe; Malawi — Verschuren (1967): Zaire: Makayova, Haute Djuma — Ansell (1969): Zambia: Chisombo (Luangwa Valley) — De Vree, Hulselmans & Verheyen (1970): Togo: Pewa — Fain (1971): Zaire: Camp Putnam — Grubb (1971): Ghana: Ahafo-Gambia, Mangoasi, Mim, Tano Lodge — Hayman & Hill (1971): Guinea to Cameroon; Zaire; Uganda; Tanzania; Zanzibar; Zimbabwe; Malawi; Gabon — Keymer (1971): Zambia: Luangwa valley (see Ansell 1967) — Eisentraut (1973): Cameroon: Mubenge-Isongo — Seal & Makey (1974): from Guinea to Zambia — Fenton (1975): Zimbabwe — Adam & Hubert (1976): Senegal: Ziguinchor — Smithers & Tello (1976): Mozambique: Espungabera; Zambia: Luangwa valley — Verschuren (1976): Liberia: Ghapa — Bergmans (1977): Nigeria: Nikrowa Forest Reserve — Rautenbach (1978): Southern Africa (forest) — Robbins (1978): West of the river Volta to east of the river Niger — Rosin, Landau & Hugot (1978): Gabon: Makokou — Ansell (1979): Malawi: Chirundu (see Harrison 1960); Zambia: Chizombo (see Ansell 1967) — Bergmans (1979): Congo: 5 km S from Pointe Noire — Delany & Happold (1979): Gabon — Smithers & Wilson (1979): Zimbabwe: Mana Pools, Haroni-Lusitu river confluence — Corbet & Hill (1980): from Guinea to Tanzania; Mozambique; Zimbabwe — Robbins (1980): Togo: Agou, Ezimé, Pewa — Swanepoel, Smithers & Rautenbach (1980): Southern Africa — Fenton, Thomas & Sasseen (1981): Zimbabwe: Mana Pools National Park — Kock (1981 a): Kenya: 10 km S from Diani Beach; Tanzania: Bagamoyo, Kikaboga (Kilosa), Mikindani (Mtwara district); Zambia: Chinzombo; Zaire: Netonna — Brosset (1982): Gabon: Ivindo — Koopman (1982): Guinea; from Senegal to Zaire and Kenya; Tanzania; Uganda; Zambia; Malawi; Zimbabwe; Mozambique; Zanzibar; Pemba; Namibia? — Wolton et al. (1982): Liberia: Grassfield, Bona, South Nimba — Fenton et al. (1983): Zimbabwe: Mana Pools Nat. Park — Grubb (1983): West and Central rain forests; Pemba; Zanzibar; Tanzania; Malawi; Zimbabwe; Zambia; Mozambique (especially in the savannahs) — Aggundey & Schlitter (1984): Kenya: 10 km S Diani Beach (see Kock 1981 a) — Brosset (1984): Guinea: Mount Nimba (see Aellen, Verschuren, Wolton et al.) — Infuta (1985): Zaire: Bafwasenda Road, km 64, near Kisangani — Fenton et al. (1987): Zimbabwe: Mana Pools National Park — Happold, Happold & Hill (1987): Malawi: Liwonde, 10 mi down river from Liwonde, Liwonde National Park — Fenton et al. (1990): Zimbabwe: Mana Pools National Park — Baker, Honeycutt & Van den Bussche (1991): Gabon: Estuaire Province, 2 km SE Cap Esterias (as *N. graudis*) — Rautenbach & Fenton (1992): Zimbabwe: Mana Pools National Park (see Fenton et al. 1990).

Nycteris grandis marica Kershaw, 1923

Kock (1981 a): East and Southern Africa.

Nycteris marica Kershaw, 1923

Kershaw (1923 a): Tanzania: Tingida, Kilosa: TYPE — Loveridge (1923): Tanzania: Tindiga — Frechkop (1938): Tanzania — Allen (1939): Tanzania: Tindiga, Kilosa — Swynnerton & Hayman (1951): Tanzania: Tendigo — Rosevear (1965): *marica = grandis* — Hayman (1967): *marica = grandis* — Hayman & Hill (1971): *marica = grandis.*

Nycteris proxima Lönnberg & Gyldenstolpe, 1925

Lönnberg & Gyldenstolpe (1925): Zaire: Kartoushi: TYPE — Gyldenstolpe (1928): Zaire: Kartoushi — Frechkop (1938): Zaire — Allen (1939): Zaire: Kartoushi, Semliki valley — Moreau, Hopkins & Hayman (1946): Zaire: Kartoushi — Schouteden (1947): Zaire: Kartoushi (see Lönnberg & Gyldenstolpe 1925) — Hayman, Misonne & Verheyen (1966): *proxima = grandis* — Hayman (1967): *proxima = grandis* — Hayman & Hill (1971): *proxima = grandis.*

Specimens examined

Nycteris grandis Peters, 1865

Cameroon: 5 specimens: ? (KMMA: 1, ZFMK 2); Bipindi, 10 km W (ROM: 2); Bitye (BM: 4, KMMA: 1); Buea (ROM: 1); Kribi, 14 km N (ROM: 1); Kribi, 4 km E (ROM: 2); Kribi, 7 km E (ROM: 2); Kribi, 9 km N (ROM: 2); Lomie district (BM: 1); Lumbindu (BM: 1); Mintjaminyumin (ZFMK: 1); Ndjole, 4 km N (ROM: 1); Ndjole, 6 km N (ROM: 2); Ngam (ZFMK: 1); Tisongo (USNM: 1);

Equatorial Guinea: 1 specimen: Benito river (BM: 1);

Gabon: 4 specimens: Beluiga (MNHN: 1); Booué (MNHN: 1); Mitzic (BM: 1); Sette Cama (BM: 1);

Ghana: 18 specimens: Bame (USNM: 5); Butre (USNM: 1); Goaso (BM: 1); Cold Coast (Paralecto- or syntype *grandis*, RMNH: 1); Kpeve (USNM: 3); Kumasi (BM: 1); Kumasi-Dunkwa Road (BM: 1); Oda (BM: 1); Ofinsu (BM: 1); Tsibu, 2 mi SSW (USNM: 2); Tutu (USNM: 1);

Ivory Coast: 6 specimens: ? (KMMA: 2); Gueboua (KMMA: 2); Soubre, 10 mi WNW (USNM: 2);

Kenya: 1 specimen: Diani Beach, 10 km S (SMF: 1);

Liberia: 6 specimens: Ghapa (KBIN: 1); Grassfield, Nimba (BM: 1); Hilltown (RMNH: 1); LTC Camp (KMMA: 1); North Beeton, Nimba (BM: 1); South Nimba (BM: 1);

Nigeria: 4 specimens: Alimbo Ferry Road, Calabar (BM: 1); Benin (BM: 2); Old Calabar (BM: 1);

Tanzania: 8 specimens: Amani West Forest Reserve (BM: 1); Bagamoyo (RMNH: 1); Dar es Salaam (BM: 1); Kiraboga (SMF: 1); Likawage (BM: 1); Mikindani (SMF: 1); Namithu Kilwa (BM: 1); Tindiga (Holotype *marica*, BM: 1);

Togo: 7 specimens: Agou (USNM: 1); Aledjo (KMMA: 1); Ezimé (USNM: 1); Pewa (USNM: 4);
Zaire: 23 specimens: Albert Park (KBIN: 3); Beni (KMMA: 1); Biyonga (KMMA: 1); Boende (KMMA: 1); Bokuma (KMMA: 1); Epulu (KMMA: 1); Ituri Forest (BM: 1); Kalikimvua (KBIN: 1); Kamituga (KMMA: 1); Kananga (BM: 2); Kisangani-Ituri (KMMA: 1); Mogbwamu river (KMMA: 1, KBIN: 1); Mulolo (BM: 1); Netonna (SMF: 1); Omaniundu (KMMA: 1); Poko (KMMA: 1); Putnam Camp (KMMA: 1); Ukaika (NMW: 1); Yalosemba (USNM: 1);
Zambia: 2 specimens: Chinzombo (SMF: 1); Chisenga (BM: 1);
Zanzibar: 4 specimens: ? (BM: 1, KBIN: 1); Shakani (BM: 2);
Zimbabwe: 1 specimen: Ngorima Reserve (USNM: 1);
Unknown country: 1 specimen: ? (BM: 1).

Nycteris aurita (K. Andersen, 1912)

Petalia aurita K. Andersen, 1912. Ann. Mag. Nat. Hist., (8) 10: 547. — Type locality: Kitui, Kenya.

This species is the most controversial one of the *N. hispida* group. Most authors consider *N. aurita* to be a synonym of *N. hispida* or at most a subspecies. The major difference between both species was believed to be the length of the ear. However, Harrison (1957) discussed the status of both forms in East Africa, noting that specimens from the Rukwa valley in Tanzania show a very large variation for this character, namely from short *hispida*-like to large *aurita*-like. He also remarks that it is not always possible to be absolutely precise about the length of the ear. The skull measurements of *N. aurita* from Kenya were not always as large as the one measured on the typespecimen and revealed an intergradation between both forms. Therefore Harrison only retains *aurita* as a subspecies of *N. hispida*. Kock (1969) concurred with this option, but in a personal communication, he suggests that the size differences, especially in the skull, are large enough to justify recognition of species. Koopman (1975) also believes that *aurita* could be retained as a valid species, in contradiction to the conclusions formulated by Harrison (1957).

This study's analyses show that it is rather difficult to separate *N. aurita* from *N. hispida* on the basis of univariate statistics. However, both species are significantly distinct for the skull measurements and for some of the external ones. The two species can always be separated by multivariate analyses on skull measurements. However, the external measurements alone do not generate such clear differences.

The distribution of *N. aurita* is limited to East and northeast Africa (see figure 9), an area in which *N. hispida* also occurs. In two Kenyan localities, Kilifi and Tana River, both species occur sympatrically, whereas in the border area between Kenya and Tanzania a number of "almost sympatrical" localities were found. This sympatric occurrence confirms our opinion that *aurita* and *hispida* are valid species.

The most common colour of the fur of *N. aurita* is dark beige to dark brown, but also a number of lighter specimens were found. This again confirms that colour is not a good discriminative character in *Nycteris*.

Published measurements of *N. aurita* are very scarce, especially because most authors do not retain *aurita* as a valid species and mention the data along with *N. hispida*. Therefore, it is difficult to compare this study's measurements (see table 5) with those from the literature. Koopman (1975) gives a condylobasal length of 15.2 to 15.9 mm, for 15 specimens from North and East Kenya which agrees with our data. Harrison (1957) gives a forearm length of 39.9 to 43.6 mm, for a number of specimens from the area around Lake Rudolf, which falls well within the range of

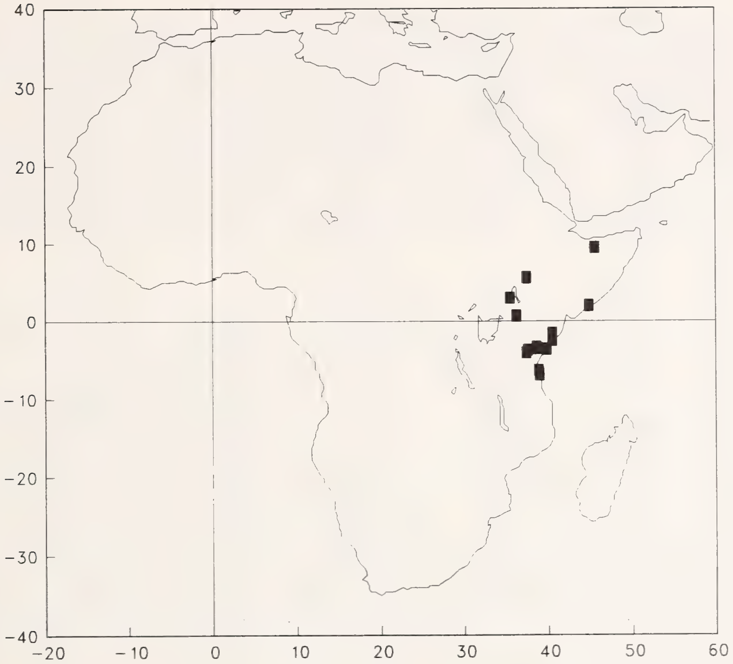


Fig. 9: Distribution map of *Nycteris aurita* (K. Andersen, 1912).

our data. His measurements of the greatest length of the skull (17.3 to 18 mm) also agree with these in table 5 as do those for the length of the upper toothrow (5.6 to 5.8 mm).

Literature citations

Nycteris aurita (K. Andersen, 1912)

Andersen (1912): Kenya: Kilifi: TYPE; British East Africa: Maungu; Somalia: Burao (as *Petalia*) — Hollister (1918): Kenya: Marsabit Road, Tana river (as *Petalia*) — De Beaux (1924): Somalia: Basso Giuba — Granvik (1924): Kenya: Mount Elgon — Zammarano (1930): Somalia: Basso Giuba — Allen & Lawrence (1936): Kenya: Ngatana, Tana river, Marsabit Road (see Hollister 1918), Mount Elgon (see Granvik 1924) — Frechkop (1938): British East Africa — Allen (1939): Kenya: Kilifi; from Somalia to Kenya — Percy, Percy & Ridley (1953): Kenya: Ijara — Harrison (1957): *aurita* = *hispida aurita* — Eisentraut (1958): Tanzania: Ras Dima island, Msala — Funaioli (1959): Somalia: Basso Giuba (see de Beaux 1924 and Zammarano, 1930) — Hayman (1967): *aurita* = *hispida* — Hayman & Hill (1971): *aurita* = *hispida* — Koopman (1975): *aurita* is at least a subspecies — Koopman (1982): *aurita* = *hispida*.

Nycteris hispida aurita (K. Andersen, 1912)

Ansell (1957): Zambia: Chavuma Falls, Zambesi river — Harrison (1960): Kenya: Nairobi, Tana river, Marsabit Road, Ferguson's Gulf, Lake Rudolf, Lodwar, Mumias, Elgon, Machakos, Mount Elgon, Kaimosi, Ngatana, Shimba Hills — Funaioli & Simonetta (1966): Somalia — Coe (1972): Kenya: Loraki, South Turkana — Ansell (1978): Zambia: Lukonzolwa, Pweto, Moliro (see Hayman, Misonne & Verheyen 1966), Nampini — Aggundey & Schlitter (1984): Kenya: Kitui (see Peters 1878, Dobson 1880), Sala (see Kock 1969), Nairobi (see Hollister 1914, Koopman 1975), Tana River (see True 1893, Hollister 1914, Koopman 1975), Marsabit Road (see Hollister 1914, Koopman 1975), Ferguson's Gulf (see Harrison 1957, Howell

Table 5: Measurements of *N. aurita* (in mm).

Var	Holotype	Mean	SD	Min	Max	n
Gls	17.8	17.90	0.35	17.2	18.3	13
Cbl	15.4	15.45	0.34	14.9	15.9	13
Sw	7.8	7.64	0.25	7.2	8.1	13
Zyg	10.6	10.74	0.26	10.1	11.1	13
Mast	8.3	8.55	0.21	8.2	8.9	13
Brain	7.9	7.85	0.21	7.4	8.1	13
c-m^3	6.0	5.92	0.12	5.7	6.2	14
c-c	4.4	4.44	0.18	4.1	4.8	19
m^3-m^3	6.5	6.79	0.25	6.2	7.2	19
Mand	12.2	11.93	0.34	11.3	12.9	21
c-m_3	6.7	6.74	0.22	6.4	7.5	21
Fa	42.5	41.63	1.72	37.3	44.5	24
Meta 3	32.0	29.24	1.71	27.1	32.9	20
3 ph 1	21.7	21.99	0.79	20.4	23.2	20
3 ph 2	22.4	22.06	1.21	19.9	24.6	20
Meta 4	34.0	31.76	1.85	29.0	36.2	20
Meta 5	35.1	32.86	1.88	29.0	36.2	20
5 ph 1	12.5	11.94	0.79	10.4	13.2	19
5 ph 2	9.3	9.77	0.58	9.0	11.0	19
Tib	19.8	20.25	1.17	17.9	22.1	20

1974), Lodwar (see St. Leger 1937), Mumias, Machakos, Mount Elgon (see Granvik 1924), Kaimosi (see Allen & Lawrence 1936, Koopman 1975), Wema (see Allen & Lawrence 1936, Koopman 1975), Shimba Hills, Stony Athi, Nakuru, Nginyang, Makeri, Voi (see Koopman 1975), Masabubu (see Koopman 1975), Galma Galla (see Koopman 1975), Kilifi (see Andersen 1912, Koopman 1975), Athi river, Maungu (see Andersen 1912), Njoro (see Lönnberg 1912), Central Island (see Howell 1974), Ijara (see Percy et al. 1953), Leopard Rock.

Specimens examined

Nycteris aurita (K. Andersen, 1912)

Ethiopia: 1 specimen: Gidole (SMF: 1);

Kenya: 14 specimens: Ijara (BM: 3); Kampi ya Samaki (ROM: 2); Kilifi (Holotype *aurita*, BM: 1); Kipini (ROM: 1); Lokiri, S Turkana (BM: 1); Maungu (BM: 1); Tana river (USNM: 4); Voi (ZMUC: 1);

Somalia: 7 specimens: Burao (BM: 1); Giohar (MZUF: 6);

Tanzania: 11 specimens: Bagamoyo (BM: 1); Lembeni (ZFMK: 4); Lake Manyara (BM: 1); Sam Deli (ZFMK: 1); Soga (ZFMK: 4).

Acknowledgements

We would like to express our thanks to the curators of the museums, who have sent material or information concerning the material in their collection, especially to J. E. Hill (BM), C. Smeenk (RMNH), D. Kock (SMF), D. Carleton (USNM), and R. Hutterer (ZFMK) for their hospitality during visits to their museums.

Furthermore, we would like to thank Carl Gans for turning the original manuscript into readable English.

This study was supported by an IWONL fellowship (no 80095).

Zusammenfassung

Die vorliegende Untersuchung diskutiert auf der Grundlage multivariater statistischer Methoden die Systematik der *Nycteris hispida* Gruppe. Innerhalb dieser lassen sich drei Arten

unterscheiden: die sehr große *Nycteris grandis* Peters, 1865, und zwei kleine, *Nycteris hispida* (Schreber, 1774) und *Nycteris aurita* (K. Andersen, 1912). Die beiden letztgenannten Arten sind einander sehr ähnlich und lassen sich auf der Grundlage univariater statistischer Analyse von Körpermaßen kaum unterscheiden. Innerhalb keiner der drei Arten existiert eine die Auftrennung in Unterarten rechtfertigende geographische Variabilität. Außer den biometrischen Daten der drei Arten wird ihre Verbreitung diskutiert und eine Übersicht über alle Publikationen gegeben, die sich mit den betreffenden Formen befassen. Die Überprüfung auf Geschlechtsdimorphismus bei den drei Arten zeigte, daß dieser bei Herkunft der untersuchten Tiere aus einem geographisch großen Gebiet nicht sicher beurteilt werden kann.

References

Adam, F. & B. Hubert (1976): Les Nycteridae (Chiroptera) du Sénégal: distribution, biométrie et dimorphisme sexuel. — Mammalia 40 (4): 597—613.

Aellen, V. (1952): Contribution à l'étude des chiroptères du Cameroun. — Mém. Soc. neuchât. Sci. nat 8, 121 pp.

Aellen, V. (1956): Le Parc National du Niokolo-Koba. (fasc. I). II. Chiroptères. — Mém. Inst. franç. Afr. Noire 48A: 23—34.

Aellen, V. (1963): La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. XXIX. Chiroptères. — Mém. Inst. franç. Afr. Noire 66: 629—638.

Aellen, V. (1959): Chiroptères nouveaux d'Afrique. — Archs Sci., Genève 12: 217—235.

Aellen, V. (1966): in: Hayman, R. W., X. Misonne & W. Verheyen: The Bats of the Congo and of Rwanda and Burundi. — Annls Mus. r. Afr. centr. (8), 154.

Aggundey, I. R. & D. A. Schlitter (1985): Annotated Checklist of the Mammals of Kenya. I. Chiroptera. — Ann. Carneg. Mus. 53 (5): 119—158.

Allen, G. M. (1939): A Checklist of African Mammals. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 83: 67—71.

Allen, G. M. & H. J. Coolidge (1930): Mammals of Liberia. — In: Strong, R. P.: The African Republic of Liberia and the Belgian Congo. Based on the observations made and material collected during the Harvard East African Expedition 1926—1927. Harvard University Press, Cambridge.

Allen, G. M. & B. Lawrence (1936): Scientific results of an expedition to rain forest regions in eastern Africa. III. Mammals. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 79: 47.

Allen, J. A. (1917): in: Allen, J. A., H. Lang & J. P. Chapin. The American Museum Congo Expedition Collection of Bats. Part 1. Systematic List. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 37: 405—478.

Alluaud, Ch. & R. Jeannel (1914): Enumération des grottes visitées (1911—1913). — Biospeologica 33. Arch. Zool. exp. et generale 53: 363—385.

Anciaux de Faveaux, F. (1958): Speologica Africana. Chiroptères des grottes du Haut Katanga (Congo Belge). — Bull. Inst. franç. Afr. Noire 20A: 263—275.

Anciaux de Faveaux, M. (1971): Catalogue des Acariens parasites et commensaux des chiroptères. — DocumsTrav. Inst. r. Sci. Nat. Belge 7: 201—327.

Anciaux de Faveaux, M. (1983): Les cycles annuels de reproduction chez les chiroptères phytophiles au Shaba (S. E. Zaire) et au Rwanda. — Ann. Kon. Mus. Mid. Afr., Zool. Wetensch. 237: 27—34.

Andersen, K. (1912): Brief Diagnoses of Eight new *Petalia*, with a List of known forms of the Genus. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 10: 546—550.

Anderson, J. & W. E. de Winton (1902): Zoology of Egypt: Mammalia. — Hugh Rees Ltd, London.

Ansell, W. F. H. (1957): Some Mammals from Northern Rhodesia. — Ann. Mag. nat. Hist. (12) 10: 529—550.

Ansell, W. F. H. (1960): Mammals of Northern Rhodesia. — Lusaka. 155 pp.

Ansell, W. F. H. (1967): Additional Records of Zambian Chiroptera. — Arnoldia 2 (38): 1—29.

Ansell, W. F. H. (1969): Addenda and Corrigenda to "Mammals of Northern Rhodesia" no 3. — Puku 5: 1—18.

Ansell, W. F. H. (1973): Addenda and Corrigenda to "Mammals of Northern Rhodesia" no 4. — Puku 7: 1—19.

Ansell, W. F. H. (1974): Some Mammals from Zambia and adjacent Countries. — Puku occ. Pap. Parks Wildl. Serv., Suppl. 1: 1—49.

Ansell, W. F. H. (1978): The Mammals of Zambia. — Natl. Parks Wildl. Serv., Chilanga, Zambia.

Asdell, S. A. (1946): Patterns of Mammalian Reproduction. — Comstock Publ. Assoc., New York.

Baker, R. J., R. L. Honeycutt & R. A. Van den Bussche (1991): Examination of monophyly of bats: restriction map of the ribosomal DNA cistron. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 206: 42—53.

Basilio, R. P. A. (1952): La vida animal en la Guinea Espanola. — Instituto de Estudios Africanos. Madrid; 190 pp.

Benoit, P. L. G. (1958): Les Polyctenidae du Congo Belge (Hemiptera — Cimicoidea). — Rev. Zool. Bot. Afr. 57: 68—72.

Bergmans, W. (1977): An annotated inventory of three small collections of Nigerian Microchiroptera (Mammalia, Chiroptera). — Z. Säugetierk. 42 (5): 279—289.

Bergmans, W. (1979): Taxonomy and zoogeography of the fruit bats of the People's Republic of Congo, with notes on their reproductive biology (Mammalia, Megachiroptera). — Bijdr. Dierkde 48 (2): 161—168.

Blancou, L. (1958): Notes biogéographiques sur les Mammifères de l'A. E. F. — Bull. Inst. Etud. Centraf., Nov. Sér.; 15—16: 7—42.

Bocage, J. V. Barboza du (1890): Subsidios para a fauna da Guiné Portugueza. — Jorn. Sci. math. nat. 2: 179—184.

Booth, A. H. (1959): On the Mammalian Fauna of the Accra Plain. — J. W. Afr. Sci. Ass. 5: 26—36.

Braestrup, F. W. (1935): Report on the mammals collected by Mr. Harry Madsen during Professor O. Olufsen's expedition to French Sudan and Nigeria in the years 1927—28. — Vidensk. Medd. dansk naturhist. Foren. Kbh. 99: 73—130.

Brosset, A. (1966a): Contribution à la faune du Congo (Brazzaville). Mission A. Villiers et A. Descarpentries 20. Chiroptères. — Bull. Inst. franç. Afr. Noire 28A: 362—370.

Brosset, A. (1966b): Les chiroptères du Haut-Ivindo (Gabon). — Biol. gabon. 2 (1): 47—86.

Brosset, A. (1982): Structure sociale du chiroptère *Hipposideros beatus.* — Mammalia 46 (1): 3—9.

Brosset, A. (1984): Chiroptères d'altitude du Mont Nimba (Guinée). Description d'une espèce nouvelle, *Hipposideros lamottei.* — Mammalia 48 (4): 545—555.

Bruton, M. N. (1978): Recent Mammal Records from Eastern Tongaland in Kwazulu, with notes on *Hippopotamus* in Lake Sibaya. — Lammergeyer 24: 19—27.

Cabrera, A. (1903): Mamiferos de la Guinea Espanola. — Mem. R. esp. Hist. nat. 1: 1—60.

Cabrera, A. (1908): Lista de los mamiferos de las posesiones espanolas del Golfo de Guinea. — Mem. R. Soc. esp. Hist. nat. 1: 435—456.

Cabrera, A. (1929): Catalogo descriptivo de los mamiferos de la Guinea Espanola. — Mem. R. Soc. esp. Hist. nat. 16: 1—121.

Cabrera, A. & A. E. Ruxton (1926): On Mammals from Luluabourg, Southern Congo. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 17: 591—603.

Cansdale, G. S. (1948): Provisional Checklist of Gold Coast Mammals. — Government Printing Department, Accra.

Chapman, R. F. (1958): Some observations on the food of a bat. — Ann. Mag. nat. Hist. (1) 13 (3): 188—192.

Coe, M. (1972): The South Turkana Expedition. Scientific Papers IX. Ecological studies of the small mammals of South Turkana. — Geog. J. 138: 316—338.

Corbet, G. B. & J. E. Hill (1980): A World List of Mammalian Species. — British Museum (Natural History); 226 pp.

De Beaux, O. (1922): Collezioni zoologiche fatte nell'Uganda dal Dott. E. Bayon. XVII. Mammiferi. Parte II. Chiroptera. — Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova (3a) 9: 364—373.

De Beaux, O. (1924): Mammiferi della Somalia Italiana. — Atti Sic. Lig. Sci. Lett., n. s. 3 (1): 149—168.

De Beaux, O. (1937): Mammiferi in: Spedizione Zoologica. — Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 58: 150—173.

Dekeyser, P. L. (1955): Les mammifères de l'Afrique française. — Dakar.

Delany, M. J. & D. C. D. Happold (1979): Ecology of African Mammals. — Longman, London, New York: i-vi, 1—434.

Desmarest, M. A. G. (1820): Mammalogie ou description des espèces de mammifères, première partie. — Paris: 126—129.

De Sousa Diaz, A. (1968): Mamiferos de Moçambique. — Anais Servs Vet. Mocamb. 16: 125—147.

De Vree, F. (1971): Notes sur une collection de chiroptères ouest africains, principalement de la Côte d'Ivoire. — Rev. Zool. Bot. Afr. 83 (1—2): 31—49.

De Vree, F., A. De Roo & W. N. Verheyen (1969): Contribution à l'étude des chiroptères de la République du Togo. — Rev. Zool. Bot. Afr. 80: 200—207.

De Vree, F., J. Hulselmans & W. N. Verheyen (1970): Contribution à l'étude des chiroptères de la République du Togo. 2. Liste préliminaire des chiroptères récoltés par la deuxième mission zoologique belge au Togo. — Rev. Zool. Bot. Afr. 82: 41—46.

De Vree, F. & E. Van der Straeten (1971): Contribution à l'étude des chiroptères de la République du Togo. 3. Liste préliminaire des chiroptères récoltés par la troisième mission zoologique belge au Togo. — Rev. Zool. Bot. Afr. 83 (1—2): 159—164.

Dobson, G. E. (1878): Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum. — London.

Dobson, G. E. (1879): Notes on some Chiroptera from Zanzibar, with Descriptions of new and rare Species. — Proc. zool. soc. Lond.: 715—719.

Dobson, G. E. (1880): Report on accessions to our knowledge of the Chiroptera during the past two years (1878—80). — Rep. Brit. Ass. Adv. Sc.: 50.

Doderlein, P. (1871): Alcune geralita intorno la fauna sicula de Vertebrati.

Doderlein, P. (1881): Prospetto generale della fauna sicula dei Vertebrati.

Eisentraut, M. (1941—1948): Beitrag zur Ökologie Kameruner Chiropteren. — Mitt. zool. Mus. Berlin 25: 245—273.

Eisentraut, M. (1956):Beitrag zur Chiropteren-Fauna von Kamerun (Westafrika). — Zool. Jb. Syst. 84: 505—540.

Eisentraut, M. (1957): Beitrag zur Säugetierfauna des Kamerungebirges und Verbreitung der Arten in den verschiedenen Höhenstufen. — Zool. Jb. Syst. 85: 619—672.

Eisentraut, M. (1958): Beitrag zur Chiropterenfauna Ostafrikas. — Veröffentl. Überseemus. Bremen (A) 3 (1): 17—24.

Eisentraut, M. (1964): La faune de chiroptères de Fernando-Po. — Mammalia 28: 529—552.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. Zool. Monogr. 3: 428 pp. + 5 tabs.

Ellerman, J. R. (1954): Die Taksonomie van die Soogdiere van die Unie van Suid-Afrika. — Ann. Univ. Stellenbosch 30 (A); 1.

Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1966): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946 (2nd ed.). — London: 810 pp.

Ellerman, J. R., T. C. S. Morrison-Scott & R. W. Hayman (1953): Southern African mammals 1758 to 1951: A reclassification. — London, British Museum (Natural History).

Elliot, D. G. (1907): A catalogue of the collection of Mammals in the Field Museum of Natural History. — Field. Columb. Mus. Publ. (115), 8: 1—694.

Fain, A. (1953): Notes sur une collection de Rongeurs, Insectivores, et Chauves-souris, capturés dans la région d'endémie pesteuse de Blukwa (Ituri, Congo Belge). — Rev. Zool. Bot. Afr. 48: 1—2, 89—101.

Fain, A. (1971): Les Listrophorides en Afrique au sud du Sahara (Acarina: Sarcoptiformes). II. Familles Listrophoridae et Chirodiscidae. — Acta Zool. Pathol. Antwerp. (54): 1—232.

Feiler, A. (1986): Zur Faunistik und Biometrie angolanischer Fledermäuse (Mammalia, Mega- et Microchiroptera). — Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 42 (5): 65—77.

Fenton, M. B. (1975): Observation on the Biology of Some Rhodesian Bats, including a Key to the Chiroptera of Rhodesia. — R. Ont. Mus. Life Sci. Contrib. 104: 1—27.

Fenton, M. B., D. H. M. Cumming, J. M. Hutton & C. M. Swanepoel (1987): Foraging and habitat use by *Nycteris grandis* (Chiroptera: Nycteridae) in Zimbabwe. — J. Zool., Lond. 221: 709—716.

Fenton, M. B., C. L. Gaudet & M. L. Leonard (1983): Feeding Behaviour of the bats *Nycteris grandis* and *Nycteris thebaica* (Nycteridae) in captivity. — J. Zool., Lond. 200: 347—354.

Fenton, M. B., C. M. Swanepoel, R. M. Brigham, J. Cebek & M. B. C. Hickey (1990): Foraging behavior and Prey Selection by Large Slit-Faced Bats (*Nycteris grandis*; Chiroptera: Nycteridae). — Biotropica 22 (1): 2—8.

Fenton, M. B., D. W. Thomas & R. Sasseen (1981): *Nycteris grandis* (Nycteridae): an African carnivorous bat. — J. Zool., Lond. 194: 461—465.

Fraser, (1843): (Exhibition and) Description of a new species of Bat, belonging to the genus *Rhinolophus* and four new species of Birds from western Africa. — Proc. zool. Soc. Lond.: 25—27.

Frechkop, S. (1938): Exploration du Parc National Albert. Mission G. F. de Witte (1933—1935). Fasc. 10. Mammifères. — Inst. Parcs nation. Congo Belge.

Frechkop, S. (1943): Exploration du Parc Albert. Mission S. Frechkop (1937—1938). Fasc. 1. Mammifères. — Inst. Parcs nation. Congo Belge.

Funaioli, U. (1959): I mammiferi della Somalia. — Riv. Agric. subtrop. trop. 53 (416): 176—196.

Funaioli, U. (1971): Guida breve dei Mammiferi della Somalia. — Oltremare.

Funaioli, U. & A. M. Simonetta (1966): The mammalian fauna of the Somali Republic: status and conservation problems. — Monitore zool. ital. (Suppl.) 74: 285—347.

Gallagher, M. D. & D. L. Harrison (1977): Report on the Bats (Chiroptera) obtained by the Zaire River Expedition. — Bonn. zool. Beitr. 28 (1/2): 19—32.

Garnham, P. C. C. & R. B. Heisch (1953): On a new bloodparasite of insectivorous bats. — Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg. 47 (5): 357—363.

Geoffroy-Saint-Hilaire (1813a): Déscription de l'Egypte ou recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Egypte pendant l'expédition de l'Armée française. Histoire Naturelle. Tome Second. — Paris.

Geoffroy-Saint-Hilaire (1813b): De l'organisation et de la détermination des Nyctères, une des familles de chauve-souris. — Ann. Mus. Hist. nat. Paris 20: 11—20.

Granvik, H. (1924): Mammals from the eastern slopes of Mount Elgon, Kenya Colony. Lund.

Gray, J. E. (1843): Catalogus of Spec. Mammals of the BritishMuseum. — London.

Gray, J. E. (1866): A Revision of the Genera of Rhinolophidae, or Horseshoe Bats. — Proc. zool. Soc. Lond.: 81—83.

Grubb, P. (1971): Further records of mammals from Ghana, based on the collections of Angus Booth. — Rev. Zool. Bot. Afr. 84 (1—2): 192—202.

Grubb, P. (1983): The Biogeographic Significance of Forest Mammals in Eastern Africa. — Ann. Kon. Mus. Mid. Afr., Zool. Wetensch. 237: 75—85.

Gyldenstolpe, N. (1928): Zoological Results of the Swedish Expedition to Central Africa 1921. Vertebrata 5. Mammals from the Birunga Volcanoes, north of Lake Kivu. — Arkiv. Zool. Stockholm 20A (4): 1—76.

Happold, D. C. D., M. Happold & J. E. Hill (1987): The bats of Malawi. — Mammalia 51 (3): 337—414.

Harrison, D. L. (1957): Notes on African Bats. 2. Some observations on the relationship between the African slit-faced bats *Nycteris hispida* Schreber and *Nycteris aurita* K. Andersen. — Durban Mus. Novit. 5: 24—26.

Harrison, D. L. (1959): Report on the bats (Chiroptera) in the collection of the National Museum of Southern Rhodesia, Bulawayo. — Occ. Papers natl. Mus. S. Rhod. 23B: 217—231.

Harrison, D. L. (1960): A checklist of the bats (Chiroptera) of Kenya Colony. — J. E. Afr. nat. Hist. Soc. natl. Mus. 23 (7): 286—295.

Hayman, R. W. (1935): On a collection of Mammals from the Gold Coast. — Proc. zool. Soc. Lond.: 915—937.

Hayman, R. W. (1954): Notes on some African Bats, mainly from the Belgian Congo. — Rev. Zool. Bot. Afr. 50: 276—295.

Hayman, R. W. (1967): Preliminary Identification Manual for African Mammals. 2. Chiroptera. — U. S. natl. Mus., Washington.

Hayman, R. W. & J. E. Hill (1971): Order Chiroptera. 1—73. — In: Meester, J. & H. W. Setzer [Eds]. The Mammals of Africa. An Identification Manual. Part 2. Smithsonian Institution Press, Washington.

Hayman, R. W., X. Misonne & W. Verheyen (1966): The bats of the Congo and of Rwanda and Burundi. — Annls Mus. r. Afr. centr. (8), 154.

Herselman, J. C. & P. M. Norton (1985): The distribution and status of bats (Mammalia: Chiroptera) in the Cape Province. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) 16 (4): 124 pp.

Hewitt, J. (1931): A Guide to the Vertebrate Fauna of the Eastern Cape Province. Part 1. Mammals and Birds. — Albany Museum, Grahamstown: 256 pp.

Hill, J. E. (1968): Bats from the Cameroons, with the description of a new species of *Pipistrellus*. — Bonn. zool. Beitr. 19: 43—48.

Hill, J. E. & T. D. Carter (1941): The Mammals of Angola, Africa. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 78 (1): 1—212.

Hinton, M. A. C. & P. S. Kershaw (1920): On a collection of Mammals from the Dinka Country, Bahr-el-Djebel. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 6: 94—101.

Hollister, N. (1918): East African mammals in the United States National Museum. I. Insectivora, Carnivora and Chiroptera. — Bull. U. S. natl. Mus. 99: 70—101.

Hopkins, G. H. E. & M. Rothschild (1953): An illustrated catalogue of the Rothschild Collection of fleas (Siphonoptera) in the British Museum (Natural History). Volume 1: Tungidae and Pulicidae. — London: 358 pp.

Howell, K. M. (1974): Bats collected at Lake Rudolf. — Bull. E. Afr. nat. Hist. Soc.: 14.

Infuta, N. B. (1985): Observations sur quelques groupements interspecifiques de microchiroptères des forêts ombrophiles de Kisangani (Zaïre). — Ann. Fac. Sc., Kisangani 3: 93—100.

Ingoldby, C. M. (1929): On the mammals of the Gold Coast. — Ann. Mag. nat. Hist. (10) 3: 511—529.

Jeffrey, S. M. (1975): Notes on mammals from the high forest of Western Ghana (excluding Insectivora). — Bull. Inst. franç. Afr. Noire, (A) 37: 950—973.

Jentink, F. A. (1887a): On the mammals from Mossamedes. — Notes Leyden Mus. 9: 171—180.

Jentink, F. A. (1887b): Note I. Zoological Researches in Liberia. A List of Mammals collected by J. Büttikofer, C. F. Sala and F. X. Stampfli. — Notes Leyden Mus. 10: 1—106.

Jentink, F. A. (1888): Catalogue systématique des mammifères (Rongeurs, Insectivores, Cheiroptères, Edentées et Marsupiaux). — Mus. Hist. nat. Pays-Bas, Leiden 12: 1—280.

Jones, C. (1971): The bats of Rio Muni, West Africa. — J. Mammal. 52: 121—140.

Jordan, K. (1936): Dr. Karl Jordan's Expedition to South-West Africa and Angola: Siphonaptera. — Novit. zool. 40: 81—94.

Jordan, K. & C. H. Rothschild (1914): Katalog der Siphonapteren des Königlichen Zoologischen Museums in Berlin. I. Nachtrag. — Novit. zool. 21: 255—260.

Kershaw, P. S. (1922): On a collection of mammals from Chiromo and Cholo, Ruo, Nyasaland, made by Mr. Rodney C. Wood. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 10: 177—192.

Kershaw, P. S. (1923a): On some small mammals from Tanganyika Territory. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 12: 534.

Kershaw, P. S. (1923b): Notes on mammals collected by Dr. H. Schouteden in the Belgian Congo. — Rev. Zool. afr. 11 (4): 355—368.

Kershaw, P. S. (1924): On two collections of mammals: (1) from Mongalla and Bahr-el-Ghazal, (2) from Lake Tsana, Abyssinia. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 13: 19—29.

Keymer, I. F. (1971): Blood protozoa of insectivores, bats and primates in Central Africa. — J. Zool. 163 (4): 421—441.

Kingdon, J. (1974): East African Mammals. An atlas of evolution in Africa. Volume 2. Part A (Insectivores and Bats). — Academic Press, London, New York: 341 pp.

Kock, D. (1969): Die Fledermaus-Fauna des Sudan. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. 521: 1—238.

Kock, D. (1981 a): Zwei Fledermäuse neu für Kenya (Mammalia: Chiroptera). — Senckenbergiana biol. 61 (5/6): 321—327.

Kock, D. (1981 b): Zur Chiropteren-Fauna von Burundi (Mammalia). — Senckenbergiana biol. 61 (5/6): 329—336.

Koopman, K. F. (1965): Status of Forms Described or Recorded by J. A. Allen in the "American Museum Congo Expedition Collection of Bats". — Amer. Mus. Novit. 2219: 34 pp.

Koopman, K. F. (1975): Bats of the Sudan. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 154 (4): 353—444.

Koopman, K. F. (1982): In: Honacki, J. H., K. E. Kinman & J. W. Koeppl. [Eds.]. Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. Allen Press, Inc. and The Association of Systematics Collection, Lawrence, Kansas, USA: i—ix; 1—694.

Koopman, K. F. (1986): Sudan bats revisited: An update of "Bats of the Sudan". — Cimbebesia, (A) 8 (2): 9—13.

Koopman, K. F., R. E. Mumford & J. F. Heisterberg (1978): Bat Records from Upper Volta, West Africa. — Amer. Mus. Novit. 2643: 6 pp.

Krampitz, H. E. (1968): Felduntersuchungen zur Verbreitung der Flohfauna in einer Kulturlandschaft Ost-Ugandas mit besonderer Beachtung des Menschen. — Z. f. Tropenmed. Parasitol. 19 (3): 297—305.

Kuhn, H. J. (1962): Zur Kenntnis der Microchiroptera Liberias. — Zool. Anz. 168: 179—187.

Kuhn, H. J. (1965): A provisional check-list of the mammals of Liberia. — Senckenbergiana biol. 46 (5): 321—340.

Kulzer, E. (1962): Fledermäuse aus Tanganyika. — Z. Säugetierk. 27 (2): 164—181.

Lanza, B. & C. Calloni (1970): The buccal pad of *Scotophilus nigrita* (Schreber) and of *Nycticeius hirundo* (De Winton) (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae). — Monitore zool. ital. (Suppl.) 10: 227—233.

Largen, M. J., D. Kock & D. W. Yalden (1974): Catalogue of the Mammals of Ethiopia. 1. Chiroptera. — Monitore zool. ital. (Suppl. V) 16: 221—298.

Lee, T. E. Jr, J. W. Bickham & D. A. Schlitter (1989): Karyotypes of two Nycterid bats from Somalia. — Mammalia 53 (1): 120—121, 1 pl.

Lehmann, E. von (1964): Die Säugetierausbeute der 6 Reisen (1897—1913). — In: Niethammer, G.: Alexander Koenigs Reisen am Nil. Bonn.

Lips, M. & J. Rodhain (1956): Quelques hématozoaires de petits mammifères du Haut-Katanga. — Ann. Parasit. hum. comp. 31: 481—488.

Lönnberg, E. & N. Gyldenstolpe (1925): Zoological Results of the Swedish Expedition to Central Africa 1921. Vertebrata 3. Preliminary diagnoses of four New Mammals. — Ark. Zool. 17B: 1—2.

Loveridge, A. (1923): Notes on East African Mammals, collected 1920—1923. — Proc. zool. Soc. Lond. II: 685—739.

Malbrant, R. & A. Maclatchy (1949): Faune de l'équateur Africain Français. Tome II. Mammifères. — Paris: 316 pp.

Malherbe, A. (1843): Faune ornithologique de la Sicile. — Mém. Acad. R. Metz 24 (2): 1—241.

Matschie, P. (1892): Ueber eine kleine Sammlung von Säugethieren und Reptilien, welche Herr L. Conradt aus Usambara (Deutsch-Ostafrika) heimgebracht hat. — Sber. Ges. naturf. Freunde Berl. 7: 101—110.

Matschie, P. (1893): Die Säugethiere des Togogebietes. — Mitt. deutsch. Schutzgeb. 6 (3): 162—180.

Matschie, P. (1894): Neu erworbene Säugethiere des Naturhistorischen Museums in Lübeck. — Mitt. Geogr. Ges. u. Naturh. Mus. Lübeck (2) 7—8: 129—134.

Matschie, P. (1895): In Möbius, L.: Die Thierwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete: Säugethiere Deutsch-Ost-Afrikas. Wissenschaftliche Forschungsresultate über Land und

Leute unseres ostafrikanischen Schutzgebietes und der angrenzenden Länder. Band 3, Teil 1. — Berlin.

Matschie, P. (1897): Zur Faunistik Deutsch-Ost-Afrikas. 5. Säugethiere. — Arch. Natur. gesch. 1: 81—88.

Matthews, L. H. (1941): Notes on the Genitalia and Reproduction of some African Bats. — Proc. zool. Soc. Lond.: 224—266.

Monard, A. (1939): Résultats de la Mission scientifique du Dr. Monard en Guinée Portugaise 1937—1938. III. Chiroptères. — Arq. Mus. Bocage, Lisboa 10: 49—80.

Moreau, R. E., G. H. E. Hopkins & R. W. Hayman (1946): The Typelocalities of some African Mammals. — Proc. zool. Soc. Lond. 115: 387—447.

Moreau, R. E. & R. H. W. Pakenham (1940): The land vertebrates of Pemba, Zanzibar and Mafia: a zoogeographic study. — Proc. zool. Soc. Lond. (A) 110: 97—128.

Nash, T. A. M. (1942): Bats as a source of food for *Glossina morsitans* and *G. tachinoides*. — Bull. ent. Res. 32: 249.

Neumann, O. (1900): Die von mir in den Jahren 1892—95 in Ost- und Central-Afrika, speziell in den Massai-Ländern und den Ländern am Victoria Nyansa gesammelten und beobachteten Säugethiere. — Zool. Jb. Syst. 13: 529—562.

Niort, P. L. (1970): Contribution à la connaissance des chiroptères du Burundi (Afrique centrale). — Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique 100 (4): 247—274.

Noack, Th. (1889): Beiträge zur Kenntnis der Säugethierfauna von Süd- und Südwest-Afrika. — Zool. Jb. Syst. 4: 94—261.

Pagenstecher, Dr. (1885): Die von Dr. G. A. Fischer auf der im Auftrage der geografischen Gesellschaft in Hamburg unternommenen Reise in das Massai-Land gesammelten Säugethiere. — Jb. hamburg. Wiss. Anstalten 2: 31—46.

Percy, R. C., H. E. Percy & M. W. Ridley (1953): The Water-holes at Ijara, Northern Province, Kenya. — J. E. Afr. nat. Hist. Soc. 22 (1) (93): 2—14.

Perret, J.-L. & V. Aellen (1956): Mammifères du Cameroun de la collection J. L. Perret. — Revue suisse Zool. 63: 395—450.

Peters, W. C. H. (1852): Naturwissenschaftliche Reise nach Mossambique. Zoologie, I. Säugethiere. — Berlin.

Peters, W. C. H. (1865): Ueber Flederthiere (*Vespertilio soricinus* Pallas, *Choeronycteris* Lichtenst., *Rhinophylla pumilo* nov. gen., *Artibeus fallax* nov. spec., *A. condolor* nov. spec., *Dermanura quadrivittatum* nov. spec., *Nycteris grandis* nov. spec.). — Monatsb. K. preuss. Akad. Wiss., Berlin: 351—359.

Peters, W. C. H. (1867): Fernere Mittheilungen zur Kenntnis der Flederthiere namentlich über Arten des Leidener und Britischen Museums. — Monatsb. K. preuss. Akad. Wiss., Berlin (for 1866): 672—681.

Peters, W. C. H. (1871): Eine monographische Uebersicht der Chiropterengattungen *Nycteris* und *Atalapha*. — Monatsb. K. preuss. Akad. Wiss., Berlin (for 1870): 900—907.

Peters, W. C. H. (1879): Ueber die von Hrn. J. M. Hildebrandt während seiner letzten ostafrikanischen Reise gesammelten Säugethiere und Amphibien. — Monatsb. K. preuss. Akad. Wiss., Berlin: 194—209.

Qumsiyeh, M. B. & D. A. Schlitter (1981): Bat Records from Mauritania, Africa (Mammalia: Chiroptera). — Ann. Carnegie Mus. 50 (13): 345—351.

Rahm, U. (1965): Distribution et écologie de quelques mammifères de l'est du Congo. — Zoologica Africana 1 (1): 149—164.

Rahm, U. (1966): Les mammifères de la forêt équatoriale de l'Est du Congo. — Annls Mus. r. Afr. centr. (8) 149.

Rahm, U. & A. Christiaensen (1963): Les mammifères de la région occidentale du Lac Kivu. — Annls Mus. r. Afr. centr. (8) 118.

Rahm, U. & A. Christiaensen (1966): Les mammifères de l'Ile Idjwi (Lac Kivu, Congo). — Annls Mus. r. Afr. centr. (8) 149.

Rautenbach, I. L. (1978): A numerical Re-appraisal of the Southern African Biotic Zones. — Bull. Carnegie Mus. 6: 175—187.

Rautenbach, I. L. & M. B. Fenton (1992): Bats from Mana Pools National Park in Zimbabwe and the first record of *Eptesicus rendallii* from the country. — Z. Säugetierk. 57: 112—115.

Rees, A. (1964): A Check List of the Mammals and Amphibia of Ulanga District. — Tanganyika Notes Rec., 63: 245—248.

Robbins, C. B. (1978): The Dahomey Gap — A Reevaluation of its significance as a Faunal Barrier to West African High Forest Mammals. — Bull. Carnegie Mus. 6: 168—174.

Robbins, C. B. (1980): Small mammals of Togo and Benin. I. Chiroptera. — Mammalia 44 (1): 83—88.

Roberts, A. (1951): The Mammals of South Africa. — Trustees of the "Mammals of South Africa Bookfund", Johannesburg.

Roche, J. (1971): Recherches mammalogiques en Guinée forestière. — Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris (3) 16 (zool 16): 757—781.

Rochebrune, A. T. de (1883): Faune de la Sénégambie. Mammifères. — Soc. Linn. Bordeaux 37: 49—204.

Rode, P. (1941): Catalogue des types de mammifères du Muséum National d'Histoire Naturelle. Ordre des chiroptères. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. (2) 13 (4).

Rodhain, J. (1923): Trypanosome d'un Cheiroptère insectivore *Nycteris hispida* Schreber au Congo belge. — Bull. Soc. Path. exot. Paris 16: 659—663.

Rodhain, J. (1926): Plasmodium de *Nycteris hispida* Schreber au Congo Belge. — Bull. Soc. Path. exot. Paris 19: 780—781.

Rosevear, D. R. (1953): Checklist and atlas of Nigerian mammals, with a foreword on vegetation. — Lagos.

Rosevear, D. R. (1965): The Bats of West Africa. — London. 418 pp.

Rosin, G., I. Landau & J.-P. Hugot (1978): Considérations sur le genre *Nycteria* (Haemoproteidae) parasite de Microchiroptères africains avec description de quatre espèces nouvelles. — Ann. Parasitol. hum. comp. 53 (5): 447—460.

Sanborn, C. C. (1950): Chiroptera from Dundo, Lunda, Northeastern Angola. — Publ. cult. Comp. Diamantes Angola, Lisboa 10 (3): 51—62.

Sanderson, I. T. (1940): The Mammals of the North Cameroons forest area. Being the Results of the Percy Sladen Expedition to the Mamfe Division of the British Cameroons. — Trans. zool. Soc. Lond. 24 (7): 623—725.

Sassi, M. (1908): Ueber einige Säugethiere vom Weissen Nil. — Zool. Anz. 33: 148—159.

Schlitter, D. A., L. W. Robbins & S. A. Buchanan (1983): Bats of the Central African Republic. (Mammalia: Chiroptera). — Ann. Carneg. Museum 51 (8): 133—155.

Schouteden, H. (1947): De Zoogdieren van Belgisch Congo en van Ruanda-Urundi. — Annls Mus. Congo Belge, Zool., Ser. 1, 3. I. Primaten, Chiroptera, Pholidota.

Schreber, J. C. D. von (1774): Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur, mit Beschreibungen; 1. — Leipzig.

Schwarz, E. (1920): Ergebnisse der Zweiten Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1910—1911 unter Führung Adolf Friedrichs, Herzogs zu Mecklenburg. Bd. 1 Zoologie. Fledermäuse aus West- und Zentral-Afrika. — Lief. 15: 1045—1058.

Seabra, A. F. de (1909): Notes sur quelques mammifères de l'Afrique occidentale capturés par Fr. Newton en 1905 et appartenant au Muséum d'Histoire Naturelle de Porto. — Ann. Scient. Acad. Polytech. Porto 4: 218—220.

Seal, U. S. & D. G. Makey (1974): ISIS Mammalian Taxonomic Directory. Minnesota Zoological Garden — St. Paul: 645 pp.

Sjöstedt, Y. (1897a): Säugetiere aus Kamerun West Africa. — Bih. K. Suenska vet. Akad. Handl. (4) 23: 1—50.

Sjöstedt, Y. (1897b): Die Säugethiere des nordwestlichen Kamerungebietes. — Mitt. Deutsch. Schutzgeb. 10 (1): 1—22.

Smithers, R. H. N. & J. L. P. L. Tello (1976): Checklist and Atlas of the Mammals of Mocambique. — Salisbury.

Smithers, R. H. N. & V. J. Wilson (1979): Check List and Atlas of the Mammals of Zimbabwe Rhodesia. — Salisbury.

St. Leger, J. (1937): Mammals collected by the Lake Rudolf Rift Valley Expedition, 1934.

Swanepoel, P., R. H. N. Smithers & I. L. Rautenbach (1980): A checklist and numbering system of the extant mammals of the southern African subregion. — Ann. Transv. Mus. 32 (7): 155—196.

Swynnerton, G. H. (1958): Fauna of the Serengeti National Park. — Mammalia 22 (3): 435—450.

Swynnerton, G. H. & R. W. Hayman (1951): A Checklist of the Land Mammals of the Tanganyika Territory and the Zanzibar Protectorate. — J. E. Afr. nat. Hist. Soc. 20 (6—7): 274—392.

Thomas, O. (1880): On Bats from Old Calabar. — Ann. Mag. nat. Hist. (5) 6: 164—167.

Thomas, O. (1896): On the Mammals of Nyassaland: fourth contribution. — Proc. zool. Soc. Lond.: 788—798.

Thomas, O. (1901): On a collection of small Mammals from the Upper Nile obtained by Mr. R. M. Hawker. — Ann. Mag. nat. Hist. (7) 8: 273—278.

Thomas, O. (1915): List of Mammals (exclusive of Ungulata) collected on the Upper Congo by Dr. Christy for the Congo Museum, Tervuren. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 16: 465—481.

Thomas, O. & R. C. Wroughton (1910): Ruwenzori expedition reports. 17. Mammalia. — Trans. Zool. soc. Lond. 19 (5): 481—529.

Toschi, A. & B. Lanza (1959): Fauna d'Italia. Vol IV. Mammalia. Generalita-Insectivora-Chiroptera. — Bologna: 488 pp.

Trouessart, E. L. (1904): Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium: quinquennale supplementum. — Friedländer und Sohn, Berlin.

True, F. W. (1893): Notes on a small collection of Mammals from the Tana River, East Africa, with description of a new species. — Proc. U. S. natn. Mus. 16: 602.

Van Cakenberghe, V. & F. De Vree (1985): Systematics of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera). — Proc. Intern. Sympo. Afr. Vertebr., Bonn 1984: 54—90 (K.-L. Schuchmann, Ed.)

Van Cakenberghe, V.& F. De Vree (1993): The systematic status of Southeast Asian *Nycteris* (Chiroptera: Nycteridae). — Mammalia 57 (2): 227—244.

Van den Brink, F. H. (1978): Zoogdierengids voor alle in ons land en overig Europa voorkomende Zoogdiersoorten. — Elsevier, Amsterdam-Brussel: 232 pp.

Vercammen-Grandjean, Ph. (1964): Le genre *Trombigastia* Vercammen-Grandjean et Brennan est un synonym de *Riedlinia* Oudemans 1914. Révision du genre *Riedlinia* (Acarina-Trombiculidae). — Acarologica 6 (2): 312—323.

Vercammen-Grandjean, Ph. & A. Fain (1958): Les Trombiculidae parasites de chiroptères. Révision du genre *Trombigastia*, description d'un ? *Myotrombicula*. — Ann. Parasitol. hum. comp. 33: 5—35.

Verschuren, J. (1957): Exploration du Parc National de la Garamba. Mission H. De Saeger. Fasc. 7. Ecologie, biologie et systématique des Cheiroptères. — Inst. Parc. nation. Congo Belge: 412 pp.

Verschuren, J. (1965): Contribution à l'étude des Cheiroptères du Parc National du Serengeti (Tanzanie). — Rev. Zool. Bot. Afr. 71 (3—4): 371—375.

Verschuren, J. (1967): Exploration du Parc National Albert. Mission F. Bourliere et J. Verschuren (1957—1961). Fasc. 2. Introduction à l'écologie et à la biologie des Cheiroptères. — Inst. Parc. nation. Congo: 25—65.

Verschuren, J. (1976): Les Cheiroptères du Mont Nimba (Liberia). — Mammalia 40 (4): 615—632.

Verschuren, J. (1980): Notes sur les chiroptères du Burundi. — Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet. (Biol.) 52 (19).

Vielliard, J. (1974): Les Cheiroptères du Tchad. — Revue suisse Zool. 81 (4): 975—991.

Wagner, J. A. (1840): In: Schreber, J. C. D. von: Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. Supplementband I. — Leipzig.

Wagner, J. A. (1855): In: Schreber, J. C. D. von: Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. Supplementband V. — Leipzig.

Wettstein, O. von (1918): Wissenschaftliche Ergebnisse der mit Unterstützung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien aus der Erbschaft Treitl von F. Werner unternommenen zoologischen Expedition nach dem Anglo-Aegyptischen Sudan (Kordofan) 1914. II. Bearbeitung der auf der Expedition gesammelten Vögel und Säugetiere. — Denkschrift k. Akad. Wiss. Wien math. naturw. Kl. 94: 1—139.

Williams, J. G. (1967): A Field Guide to the National Parks of East Africa. — Collins, London.

Wolton, R. J., P. A. Arak, H. C. J. Godfray & R. P. Wilson (1982): Ecological and behavioural studies of the Megachiroptera at Mount Nimba, Liberia, with notes on Microchiroptera. — Mammalia 46 (4): 419—448.

Zammarano, V. T. (1930): Le Colonie Italiane de Diretto Dominio — Fauna e Caccia. — Ministero delle Colonie. Ufficio Studi e Propaganda. Roma: 222 pp.

Drs Victor Van Cakenberghe, Frits De Vree, Dept. Biology, University of Antwerp (U I A), Universiteitsplein, 1, B-2610 Wilrijk, Belgium.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 44	H. 3—4	S. 333—334	Bonn, Dezember 1993

Buchbesprechungen

Smith, A. B. & P. Bengston (1991): *Createaceous echinoids from north-eastern Brazil.* Fossils and Strata 31, 88 S., Universitetesforlaget, Oslo.

Im Rahmen eines Forschungs-Programmes zur Untersuchung der Paläontologie und Biostratigraphie der marinen Kreideablagerungen an der Ostküste Süd-Amerikas wurden von P. und S. I. Bengtson (Universität Uppsala) umfangreiche Fossilaufsammlungen im Becken von Sergipe im Mündungsgebiet des Sao Francisco an der Nordost-Küste Brasiliens vorgenommen. In Kooperation mit A. B. Smith (British Museum) konnte jetzt die taxonomische Bearbeitung der kretazischen Seeigel und ihre palökologische und biostratigraphische Auswertung veröffentlicht werden.

Untersucht wurden neben den Seeigel-Funden aus Schichten der höchsten Unterkreide (Alb) bis mittleren Oberkreide (Coniac) des Beckens von Sergipe auch Echinoidea aus dem Alb von Bahia und aus dem Turon-Maastricht (mittlere bis höchste Kreide) aus dem Küstengebiet nördlich Recife.

Mit großer Sorgfalt wurden die einzelnen Taxa beschrieben und auf 16! großformatigen Tafeln in hervorragender Qualität abgebildet.

Paläozoogeographisch dokumentieren die Seeigel-Funde das allmähliche Vordringen des südatlantischen Ozeans während der mittleren—obersten Kreide nach Norden bis zur heutigen Paraiba-Küste an der Ostspitze Brasiliens während des Auseinanderdriftens von Südamerika und Afrika in dieser Zeit. Die aktuopaläontologische Interpretation der Seeigel-Assoziationen belegt zudem die sukzessive Eintiefung des Sergipe Beckens vom Alb bis Coniac.

Für die regionale Korrelation kretazischer Ablagerungen mag sich die Brauchbarkeit durch biometrische Daten erarbeiteter Formenreihen von *Mecaster* (Spatangoida) als relative Zeitmarken als bedeutsam erweisen.

Da marine Makrofaunen aus gleichaltrigen Sedimenten der westafrikanischen Küste (Kamerun, Angola) bisher nicht im vergleichbaren Maße untersucht wurden, liefern die brasilianischen Funde nach wie vor die wichtigsten Belege für die Datierung der Öffnung des Süd-Atlantik kurz vor der endgültigen Trennung von Südamerika und Afrika.

H. Ristedt

Haller, H. (1992): *Zur Ökologie des Luchses* Lynx lynx *im Verlauf seiner Wiederansiedlung in den Walliser Alpen.* Mammalia depicta 15 (Beiheft Z. Säugetierkunde). 62 S.; 24 Abb.; 11 Tab. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

In der Schweiz wurde nach der gelungenen Wiederansiedlung von Luchsen in den Nordalpen seit Anfang der 70er Jahre dieses Jahrhunderts nachfolgend auch in den Walliser Alpen ein entsprechender Versuch unternommen. Die vorliegende Untersuchung geht nicht von neu-formulierten Hypothesen im Rahmen dieses zweiten Vorhabens aus, sondern überprüft daran die aufgrund der langjährigen wissenschaftlichen Begleitung (an der auch der Autor der vorliegenden Studie beteiligt war) der Wiederansiedlung in den Nordalpen abgeleiteten Vorstellungen über die ökologische Rolle des Luchses und sein sich im Verlauf einer solchen Wiederbesiedlung veränderndes Verhalten. Auch wenn die Datenerhebung wie in den Nordalpen nur für wenige Individuen erfolgen konnte, zeigt die jetzt belegte Übereinstimmung der Befunde aus beiden Untersuchungen, daß dabei — unter Berücksichtigung der speziellen Gegebenheiten — insgesamt doch weitergehend gültige Ergebnisse erzielt wurden. Die Raumnutzung ♂ und ♀ Luchse entsprach im wesentlichen derjenigen, wie sie auch von anderen Feliden-Arten bekannt ist. Benachbarte adulte Individuen gleichen Geschlechts haben meist jeweils exklusiv genutzte Streifgebiete, die der ♂ sind größer als die der ♀; das Streifgebiet eines ♂ überlappt die mehrerer ♀.

Andere Ergebnisse dieser Untersuchung sind eindeutig im Zusammenhang damit zu sehen, daß die ökologischen Bedingungen auch in den relativ dünn besiedelten Gebirgsregionen der Schweiz, in denen die

Einbürgerung des Luchses erfolgte, in erheblichem Umfang anthropogen sind. In dieser Hinsicht ist die Situation in vielen Gebieten Europas, für die man ebenfalls eine Wiederansiedlung des Luchses erwägen könnte, aber ähnlich, so daß den Projekten in der Schweiz Modellcharakter zukommt. Die dabei gewonnenen Erkenntnisse z. B. hinsichtlich der Raumnutzung und des bevorzugten Lebensraumes der Luchse, ihres Beutetierspektrums und ihres Einflusses auf die Bestandszahlen sowie die Zusammensetzung der Populationen der wichtigsten Beutetierarten oder die Veränderungen des Verhaltens einzelner Beutetierarten nach der Wiederansiedlung des Luchses wären bei weiteren Wiederansiedlungsversuchen entsprechend zu berücksichtigen.

Stilistisch erscheinen die Ausführungen stellenweise etwas unglücklich, so u. a. wenn mehrfach (z. B. pp. 19, 39) im Zusammenhang der Beschreibung der fortschreitenden Ausdehnung des Streifgebietes jungadulter Luchse und ihrer anschließenden Abwanderung daraus der Begriff Dispersal verwandt wird. Es mag durchaus zutreffen, daß dieser stellenweise auch im einschlägigen deutschen Schrifttum eingebürgert ist, der Sachverhalt läßt sich aber nach Auffassung des Rezensenten sprachlich besser und sachlich ebenso zutreffend unter Verwendung der entsprechenden deutschen Begriffe beschreiben. Gleiches gilt auch für den mehrfach verwandten Begriff Dislokation (z. B. pp. 24, 27) im Sinne von Wanderung oder Ortsveränderung. Insgesamt stellt die vorliegende Publikation jedoch trotz aller Einschränkungen aufgrund des geringen Datenmaterials und der speziellen lokalen Gegebenheiten eine sorgfältige und interessante Arbeit zur Ökologie des Luchses in Mitteleuropa dar, die auch wichtige Hinweise auf die Kriterien liefert, die bei möglichen weiteren Wiederansiedlungsvorhaben zu berücksichtigen sind. Allerdings läßt sich die Frage, ob die beiden Regionen der Schweiz, in denen die Wiederansiedlung des Luchses unternommen wurde, ausreichend große und geeignete Lebensräume bieten, in denen sich längerfristig eine überlebensfähige Population eines so großen Raubsäugers halten kann, bisher nicht beantworten.

G. Peters, Bonn

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 53113 Bonn, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — Ent. monthly Mag. 95: 139—143.

Dyte, C. E. (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212—258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — Bonn. zool. Beitr. 34: 273—277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge
Band 44, Heft 3—4, 1993

INHALT

On a green pigment in the blood-serum of subadult lacustrine *Galaxias* (Pisces; Galaxiidae)
K. Busse 125

Distribution of juvenile blennies (Pisces, Blenniidae) in small tide-pools: result of low-tide lottery or strategic habitat selection?
J. Nieder 133

Das Trojansche Klassifikationsschema emotionaler Intonation und seine Anwendung auf Totenkopfaffenlaute
U. Jürgens 141

Mediterranean small mammals and insular syndrome: biometrical study of the long-tailed field mouse (*Apodemus sylvaticus*) (Rodentia, Muridae) of Corsica
R. Libois, R. Fons & D. Bordenave 147

Variation géographique de *Cursorius cinctus* (Heuglin, 1863) (Aves: Glareolidae)
C. Erard, G. Hémery & E. Pasquet 165

Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria)
V. Pérez-Mellado & C. Corti 193

Deux nouvelles espèces de Collemboles (Insecta) de Hongrie
G. Traser, J.-M. Thibaud & J. Najt 221

Revision des *Gnophos poggearia* Lederer, 1855 Verwandtschaftskreises nebst Beschreibung zweier neuer Gattungen (Lepidoptera, Geometridae)
A. Hausmann 225

Tineiden aus China und Japan, gesammelt von H. Höne (Lepidoptera: Tineidae)
G. Petersen & R. Gaedike 241

Beschreibung von *Temnorhynchus kasanganus* n. sp. sowie phänogeographische und taxonomische Diskussion von *T. cribratus* Bates, 1884 (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae)
F.-T. Krell 251

Revision der paläarktischen Arten der *Bradysia brunnipes*-Gruppe (Diptera, Sciaridae)
W. Mohrig & F. Menzel 267

Variability of fur coloration in Savi's bat *Hypsugo* (*Pipistrellus*) *savii* (Kolenati, 1856)
R. Arlettaz, A. Lugon, P. Médard & A. Sierro 293

Systematics of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera) Part II. The *Nycteris hispida* group
V. Van Cakenberghe & F. De Vree 299

Buchbesprechungen 333

This journal is printed on acid-free paper.

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Schriftleitung
Rainer Hutterer

Band 45, Hefte 1—4, 1994/95 ISSN 0006-7172

Redaktionelle Mitarbeit: H. von Issendorff

Vom Band 45, 1994/95, erschienen

Heft 1	**(p. 1— 88)**	**30. Mai 1994**
Heft 2	**(p. 89—152)**	**21. November 1994**
Heft 3—4	**(p. 153—264)**	**22. Mai 1995**

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany
Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., Bonn
ISSN 0006—7172

Inhalt des 45. Bandes

Adlbauer, K. & R. Mourglia: Zur Bockkäferfauna von Togo I. Parandrinae, Prioninae, Cerambycinae (Col., Cerambycidae) 209
Andrén, C.: siehe Nilson
Bates, P. J. J., D. L. Harrison, N. M. Thomas & M. Muni: The Indian fruit bat *Latidens salimalii* Thonglongya, 1992 (Chiroptera: Pteropodidae) rediscovered in southern India 89
Bates, P. J. J.: siehe Thomas
Böckheler, C.: siehe Rödel
Böhme, W.: A record of *Dimorphognathus africanus* from Bioko, Equatorial Guinea, and deletion of *Phrynodon sandersoni* from the faunal list of this island (Anura: Ranidae: Petropedetinae) 125
Carillo, J., E. C. Hernández, M. Nogales, G. Delgado, R. García & T. Ramos: Geographic variation in the spring diet of *Falco tinnunculus* L. on the islands of Fuerteventura and El Hierro (Canary Islands) 39
Castillo, C., J. C. Rando & J. F. Zamora: Discovery of mummigied extinct giant lizards (*Gallotia goliath*, Lacertidae) in Tenerife, Canary Islands 129
Catzeflis, F.: siehe Denys
Chevret, P.: siehe Denys
Claussen, C.: siehe Vujić
Delgado, G.: siehe Carillo
Denys, C., J. Michaux, F. Catzeflis, S. Ducrocq & P. Chevret: Morphological and molecular data against the monophyly of Dendromurinae (Muridae: Rodentia) 173
Disney, R. H. L.: New synonyms and a key to species of *Plethysmochaeta* Schmitz (Diptera, Phoridae) 259
Ducrocq, S.: siehe Denys
García, R.: siehe Carillo
Grabow, K.: siehe Rödel
Haffer, J.: „Es wäre Zeit, einen 'allgemeinen Hartert' zu schreiben": Die historischen Wurzeln von Ernst Mayrs Beiträgen zur Evolutionssynthese 113
Harrison, D. L.: siehe Bates, Thomas
Hausmann, A.: Notes on the morphology of some little known species of the genus *Idaea* Treitschke, 1825 in the Middle East (Lepidoptera: Geomitridae, Sterrhinae) 67
Hernández, E. C.: siehe Carillo
Hershkovitz, P.: The staggered marsupial third lower incisor: Hallmark of cohort Didelphimorphia, and description of a new genus and species with staggered i3 from the Albian (Lower Cretaceous) of Texas 153
Hikida, T. & H. Ota: *Sphenomorphus aquaticus* Malkmus, 1991, a junior synonym of *Tropidophorus beccarii* (Peters, 1871) (Reptilia: Squamata: Scincidae) 57
Hutterer, R.: *Archaeodesmana* Topachevski & Pashkov, the correct name for *Dibolia* Rümke, a genus of fossil water moles (Mammalia: Talpidae) 171
Kryštufek, B.: The taxonomy of blind moles (*Talpa caeca* and *T. stankovici*, Insectivora, Mammalia) from south-eastern Europe 1
Lis, J. A.: Studies on Cydnidae of the Australian Region V. The genus *Chilocoris* Mayr in Australia, Tasmania and Moluccas (Heteroptera) 225
Michaux, J.: siehe Denys
Moravec, J.: A new lizard from Iran, *Eremias (Eremias) lalezharica* sp. n. (Reptilia: lacertilia: Lacertidae) 61
Mourglia, R.: siehe Adlbauer
Muni, M.: siehe Bates
Nilson, G., C. Andrén & Z. Szyndlar: The systematic position of the Common Adder, *Vipera berus* (L.) (Reptilia, Viperidae), in North Korea and adjacent regions 49
Nogales, M.: siehe Carillo
Ota, H.: siehe Hikida

Patočka, J.: Die Puppen der Spanner (Lepidoptera, Geometridae) Mitteleuropas. Unterfamilie Larentiinae, Tribus Hydriomenini, Rheumapterini, Euphyini, Operophterini and Perizomini 231
Peters, G. & R. Rödel: Blanford's fox in Africa 99
Ramos, T.: siehe Carillo
Rando, J. C.: siehe Castillo
Rödel, M.-O., M. Spieler, K. Grabow & C. Böckheler: *Hemisus marmoratus* (Peters, 1854) (Anura: Hemisotidae), Fortpflanzungsstrategien eines Savannenfrosches 191
Rödel, R.: siehe Peters
Senz, W.: On the occurrence of the cephalic gland in the epidermis and rhynchodaeal wall in nemerteans 79
Spieler, M.: siehe Rödel
Stiboy-Risch, C.: *Pentapycnon magnum*, eine neue Art der Pycnogonidae aus der Antarktis (Pantopoda, Pycnogonida) 147
Szyndlar, Z.: siehe Nilson
Thomas, N. M., D. L. Harrison & P. J. J. Bates: A study of the baculum in the genus *Nycteris* (Mammalia, Chiroptera, Nycteridae) with consideration of its taxonomic importance 17
Thomas, N. M.: siehe Bates
Vujić, A. & C. Claussen: *Cheilosia bracus*, a new hoverfly from the mountains of Central and southern Europe (Diptera: Syrphidae) 137
Weid, R.: Sozialrufe männlicher Abendsegler (*Nyctalus noctula*) 33
Zamora, J. F.: siehe Castillo
Buchbesprechungen 87, 152

Verzeichnis der neuen Taxa im 45. Band

Pantopoda: Pygnogonidae
  Pentapycnon ***magnum*** n. sp. Stiboy-Risch 147
Heteroptera: Cydnidae
  Chilocoris ***australis*** n. sp. Lis 226
  Chilocoris ***bacanicus*** n. sp. 228
  Chilocoris ***tasmanicus*** n. sp. Lis 226
Diptera: Syrphidae
  Cheilosia ***bracusi*** n. sp. Vujić & Clausen 137
Coleoptera: Cerambycidae
  Duffyoemida ***gracilis*** n. sp. Adlbauer 214
  Philomeces ***agouensis*** n. sp. Adlbauer 219
  Stenhomalus ***togoensis*** n. sp. Adlbauer 217
Lepidoptera: Geometridae
  Idaea ***praetineata*** n. sp. Hausmann 68
Reptilia: Lacertidae
  Eremias (*Eremias*) ***lalezharica*** n. sp. Moravec 61
Mammalia: Marmosidae
  Adinodon n. g. Hershkovitz 163
  Adinodon ***pattersoni*** n. sp. Hershkovitz 163
Mammalia: Talpidae
  Talpa stankovici ***montenegrina*** n. ssp. Kryštufek 14

Dank des Schriftleiters: Den Kolleginnen und Kollegen, die sich bereit fanden, die Begutachtung der eingegangenen Manuskripte für die Bände 44 und 45 zu übernehmen, sei hiermit herzlich gedankt. Die ehrenamtliche Mitarbeit von Frau Hella von Issendorff bei der Redaktion der Beiträge war eine unschätzbare Hilfe. Dank gebührt auch den Mitarbeitern der Druckerei des Rheinischen Landwirtschafts-Verlages in Bonn, deren Professionalität und Flexibilität die Zusammenarbeit zu einem Vergnügen machte.

72z
H

ε

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
AUG 01 1994
LIBRARIES

Band 45, Heft 1, 1994 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 22,50 DM je Heft bzw. 90,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 53111 Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 1	S. 1—16	Bonn, April 1994

The taxonomy of blind moles (*Talpa caeca* and *T. stankovici*, Insectivora, Mammalia) from south-eastern Europe

Boris Kryštufek

Abstract. Discriminant function analysis of 7 skull measurements, transformed to ratios with the condylobasal length of the skull as a denominator, suggests that the population of small blind moles from Ulcinj, Montenegro, with 2 n = 34, in fact belongs to *Talpa stankovici* and not to *T. caeca*. On the basis of studying additional cranial, dental and postcranial characters, it is described as a new subspecies: *T. s. montenegrina* ssp. n. Two subspecies are recognized within *T. caeca* from the western Balkans: *T. c. hercegovinensis* and *T. c. steini*. Neither *T. caeca* nor *T. stankovici* were similar to small blind moles from Asia Minor, which most probably represent an independent species, *T. levantis*.

Key words. *Talpa caeca*, *Talpa stankovici*, Balkan peninsula, taxonomy, distribution, new subspecies.

Introduction

Taxonomic studies of moles from the Balkan peninsula, most intensive at the end of the 1960's and at the beginning of the 1970's, resulted in the recognition of three taxa: *Talpa europaea*, *T. caeca*, and *T. romana stankovici* (Todorović 1970, Grulich 1971, Petrov 1971, 1974). More recent studies (Corti & Loy 1987, Filippucci et al. 1987) suggested that *T. stankovici* was an independent species. *Talpa europaea* is distinctive, not only by its karyotype (2 n = 34; Todorović et al. 1972) but also by having open eyes, i. e. the eyelids are not fused together. In the other two species the eyelids are fused together, and the eyes are completely covered by membranes (Petrov 1971). This character solved many problems since, in previous studies, *T. caeca* was segregated from *T. europaea* only by size, which caused much confusion. Petrov (1971) paid attention to the similarity between *T. caeca* and *T. stankovici* in Macedonia, but size permitted a clear distinction between the two species in this part of the Balkans, *T. caeca* being smaller. The diploid number in *T. stankovici* is 2 n = 34 (Todorović et al. 1972; figures with karyotypes are obviously mismatched in this paper) whilst *T. caeca* possesses an additional pair of small acrocentric autosomes, having 2 n = 36. Small blind moles ("*caeca*" morphotype) from Ulcinj, Montenegro, are characterized by the absence of the small acrocentric pair and have a "*stankovici*" karyotype, 2 n = 34 (Todorović et al. 1972).

The taxonomic position of moles with 2 n = 34 from Ulcinj remains unclear. Because of their small size they were usually regarded as *T. caeca* (Petrov 1974, 1992, Soldatović et al. 1986, Kryštufek 1991), although Todorović et al. (1972) initially reported them as *T. stankovici*.

The objectives of the present paper are to (i) establish the taxonomic position of blind moles with 2 n = 34 from Ulcinj, (ii) to describe geographic variation in blind moles from south-eastern Europe in the area between the Neretva and Vardar (Axios) Rivers, and (iii) to determine their subspecific status. Since *Talpa levantis* was recently reported from the eastern Balkans (Vohralik 1991), this species was also included in the analysis.

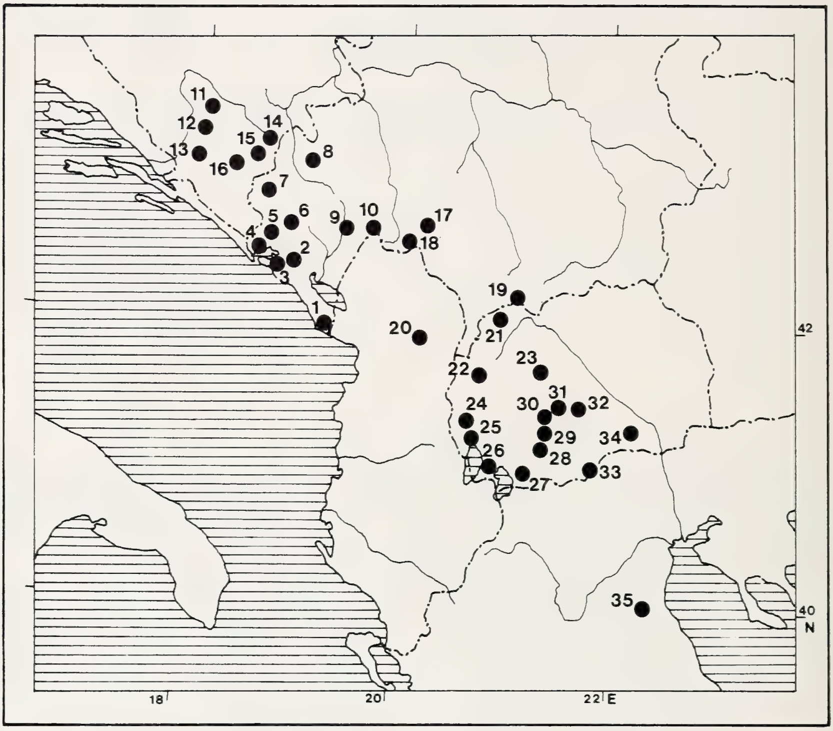


Fig. 1: Geographic distribution of the populations of the blind moles *Talpa caeca* and *Talpa stankovici* analyzed in this study.
Montenegro: 1 — Ulcinj, altitude 3—5 m; 2 — Cetinje, 670 m; Bjeloši, 1050 m; 3 — Mt Lovćen, Ivanova Korita, 1100—1200 m; 4 — Mt Orjen: Vrbanje, 1000—1200 m; Pakalj Do, 1350 m; 5 — Vilusi, 900—950 m; 6 — Nikšić: Donja Brezna, 980 m; Gvozd, Vućje, 1300 m; 7—11 km E Goslić, 1000 m; 8 — Durmitor Mts: Žabljak, 1500 m; Poljanak, 1580 m; Dobri Do, 1800 m; 9 — Monastry Morača, 1000 m; 10 — Mt Kom Vasojević, Štavna, 1800 m.
Herzegovina: 11 — Prenj Mts, Boračko jezero, 405 m; 12 — Rujište, 1100 m; 13 — Stolac; 14 — Čemerno, 1330 m; 15 — Gacko, 960 m; 16 — Mangrop, 1400 m.
Kosovo: 17 — Mt Žljeb, Kula, 1750 m; 18 — Rugovo, Kućište, 1300 m; 19 — Šar Planina Mts, Pavlov Kamen, 1750, 2000 m.
Albania: 20 — Trpojë.
Macedonia: 21 — Šar Planina Mts, Popova Šapka, 1750 m; 22 — Mt Bistra: Careva Češma, 1580 m; Brzovec, 2000 m; 23 — Mt Jakupica; 24 — Vratište, 700 m; 25 — Struga, 700 m; 26 — Mt Galičica, 1600 m; 27 — Mt Pelister: Magarevo, 1100 m; Begova Češma, 1430—1500 m; Golemo Ezero, 2200 m; 28 — Mogila, 585 m; 29 Topolčani, 585 m; 30 — Prilep, 700 m; 31 — Mt Babuna, Derven, 1100 m; 32 — Pletvar, 900 m; 33 — Kajmakčalan, Reder, 1780 m; 34 — Mt Kožuv, Dve Uši, 1650 m.
Greece: 35 — Mt Olympus, east slope, 800 m.

Material and Methods

I examined 166 skulls of blind moles from 35 localities (Fig. 1) in Herzegovina, Montenegro, Kosovo, Macedonia, Albania, and Greece. Eleven skulls of *Talpa levantis* from Asia Minor (including the type) were included in the analysis for comparative purposes.

Collections possessing the specimens listed under "Specimens examined" are: British Museum of Natural History, London (BMNH); Museo Civico di Scienze Naturali "E. Caffi", Bergamo (MCSN); Naturhistorisches Museum Wien, Vienna (NMW); Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK); Natural History Museum in Belgrade (PMBg); private collection of B. Petrov, Belgrade (BPC); Provincial Museum of Bosnia and Herzegovina, Sarajevo (ZMS); Slovene Museum of Natural History, Ljubljana (PMS).

Eight linear measurements were taken from each of the skulls using a vernier calliper, accurate to the nearest 0.1 mm. The abbreviations used are: CbL — condylobasal length, IoC — interorbital constriction, BcB — braincase breadth, BcH — braincase height, RoC — rostral breadth over canines, RoM — rostral breadth over molars, MxT — maxillary tooth-row length, MdL — mandible length. Additional measurements were taken under the dissecting microscope: Rol — distance between the posterior alveolar margin of upper canine and the anterior alveolar margin of the fourth upper premolar, Ro2 — height of the rostrum at the posterior alveolar margin of the upper canine, Ro3 — height of the rostrum at the anterior alveolar margin of the fourth upper premolar.

Whenever available, skins and bones of the extremities and the pelvis were also examined.

Relations between geographic samples were assessed by discriminant function analysis and principal components analysis. The latter was based on the correlation matrix of z-standardized data. When comparing samples belonging to different karyotypes, the size effect was eliminated by dividing individual measurements by the condylobasal length (a single measurement best representing overall size), thus yielding ratios. As the ratios formed by size-related characters as denominators are shape measurers (Lemen 1983), the sexes were not separated when the statistical calculations were based on these ratios.

Results

Originally, moles ascribed to the "*caeca*" morphotype ("blind" specimens with CbL of 31.7 mm and less) were grouped into ten geographic samples. A discriminant function analysis of ratios suggested that the Ulcinj sample was the most distinct, showing very little overlap with the other groups (Fig. 2). Of the 74 specimens, 55 (74 %) were classified into the actual group while 19 (26 %) were not. All the Ulcinj specimens but one were allocated correctly. On the basis of the similarities suggested by this analysis, and taking into consideration their geographic origins, samples were pooled together, resulting in three groups. The data were then reanalyzed which resulted in a somewhat clearer representation, and formed a basis for my taxonomic conclusions (Fig. 3). All specimens from Ulcinj (group a in Fig. 3) were classified correctly, while there was some overlap between the other two groups. In total, 67 (91 %) specimens were allocated into the actual group, and only 7 (9 %) were misclassified. The most logical conclusion was to recognize three groups, designated at this step as OTU1 (sample 1), OTU2 (samples 2, 3, 4, 6, 7), and OTU3 (samples 8, 14, 15, 19, 21, 27, 31, 35). Moles of OTU1 were closer to OTU2 than to OTU3 in both the above analyses.

Once the original groups were defined, the discriminant function analysis permitted the classification of unknown specimens into the appropriate groups. Localities of single individuals were included in this analysis. Specimens from samples 5 and 16 were allocated to OTU2, and specimens from localities 9, 10, 11, 17, 18, and 34

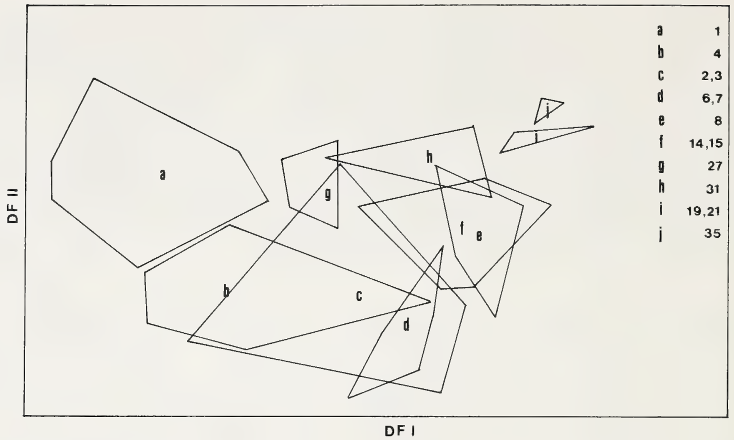


Fig. 2: Projection of ten locality groups of 74 moles of "*caeca*" morphotype on the first two discriminant functions. Polygons enclose scores for all individuals within a locality group, and letters are placed on group centroids. For identifying numbers see Fig. 1.

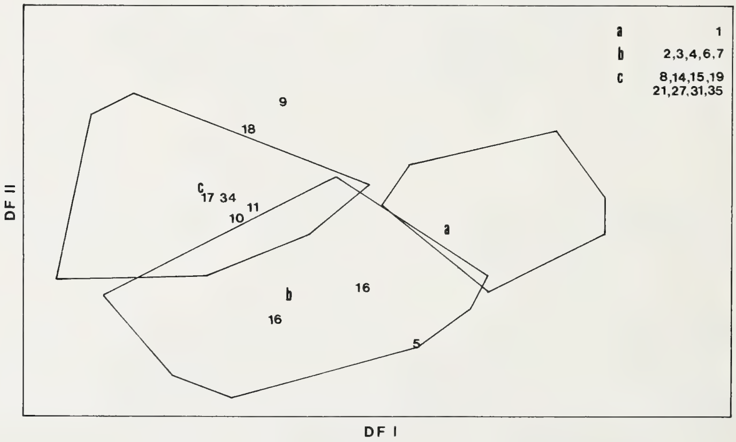


Fig. 3: Projection of three locality groups of 83 moles of "*caeca*" morphotype on the first two discriminant functions. Explanation as for Fig. 2.

to OTU3. These results were in accordance with the geographic origin of specimens.

When phenetic relations were established by recognizing three OTUs, another two taxa were introduced into the discriminant analysis. *Talpa stankovici* was of interest since Todorović et al. (1972) reported OTU1 to possess a "*stankovici*" karyotype. The same applies to *Talpa levantis* from Asia Minor, as this species was recently reported in the eastern part of the Balkans (Vohralik 1991). A discriminant function analysis,

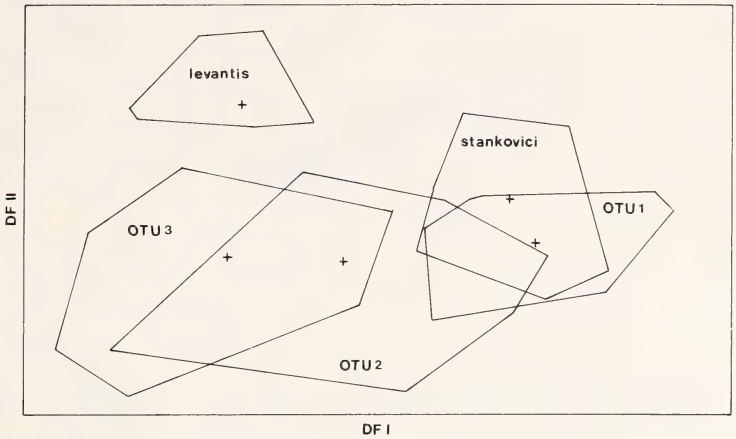


Fig. 4: Projection of five groups of 109 blind moles on the first two discriminant functions. Polygons enclose scores for all individuals within a group, and crosses are placed on group centroids. See text for explanation.

based on 109 skulls suggested that *T. levantis* was the most distinct (Fig. 4). Great overlap was evident on the one hand between *T. stankovici* and OTU1, i. e. the two groups of moles sharing the same "*stankovici*" karyotype (2 n = 34, NF = 66) and, on the other hand, between OTU2 and OTU3, the two taxonomic units with the "*caeca*" karyotype 2 n = 36, NF = 68 (Todorović et al. 1972). These results were in accordance with karyological evidence. Significant overlap between moles with "*stankovici*" and "*caeca*" karyotypes suggested a close similarity in skull shape between *T. stankovici* and *T. caeca*, already pointed out by Petrov (1971). In total, 87 (80 %) specimens were classified into the proper group.

This series of analyses indicated that the most logical classification for the blind moles of the Balkans was to regard OTU1 as *T. stankovici*, and to ascribe OTU2 and OTU3 to *Talpa caeca*, probably as two different subspecies. *Talpa levantis* appears to be an independent species and shows no phenetic relation to *T. caeca* from the western Balkans.

By a discriminant function analysis between OTU1 and the pooled sample of OTUs 2 and 3, 71 (96 %) specimens were classified into actual groups. Three measurements, IoC, BcB, and MxT, transformed to ratios with CbL as the denominator, had low discriminant function coefficients and contributed little to the discrimination between the groups; the reduction of parameters to four did not affect discrimination. All moles of OTU1 were classified into the proper group, whilst two specimens of OTU2 (both from Mt Orjen) and one of OTU3 (Mt Pelister), were allocated within the range of OTU1. The rostral breadth over the canines contributed most to the separation of the groups (Table 1). In general, the braincase was relatively higher and the rostrum broader in OTU1. A histogram showing the results of the discriminant function analysis is provided in Fig. 5.

Table 1: Standardized and unstandardized discriminant function coefficients for ratios of cranial characters formed with CbL as the denominator, permitting the discrimination between OTU1 and pooled OTUs 2 and 3. See also Fig. 5.

	Standardized Coefficients	Unstandardized Coefficients
BcB	0.457	36.085
RoC	0.740	162.932
RoM	0.267	29.874
MdL	0.440	47.934
Constant		—71.227

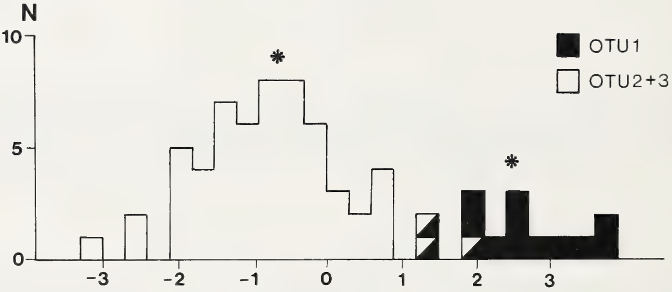


Fig. 5: A frequency histogram of the discriminant function for moles of "*caeca*" morphotype. Asterixes represent placement of group centroids.

Plotting the quotients of Ro1 : Ro2 against Ro1 : Ro3 provided a reasonable distinction between the groups defined previously (Fig. 6). Only three moles of OTU2 and one of OTU3 fell within the range of OTU1. *T. stankovici* overlapped with OTU1 and OTU2, but did not attain the lowest values of the former. The anterior part of the rostrum appeared to be the shortest and the highest amongst moles of OTU1.

I then tried to find qualitative characters in the skull, dentition and postcranial skeleton, which could confirm the individuality of the groups recognized previously.

Position of the anterior border of the infraorbital foramen (Fig. 7). Three morphotypes were distinguished:

Type A — the border was above the second upper molar;

Type B — the border was on the point of contact between the second and third upper molars;

Type C — the border was above the third upper molar.

Type A was characteristic of OTU1 and *T. stankovici* (Table 2), but the border of the foramen was even more anterior in the latter. The "intermediate" morphotype (B) was rare in these two groups, while type C was entirely absent. All three types were recorded in OTU2 and OTU3, but considerable regional differences were evident between the samples ascribed to OTU3. In the population from Herzegovina,

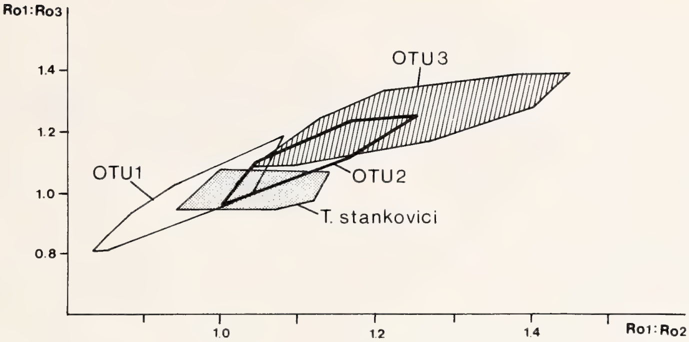


Fig. 6: Bivariate scatter plot of quotient Rol : Ro3 against quotient Rol : Ro2 for four groups of blind moles. Polygons enclose scores for all individuals within a group.

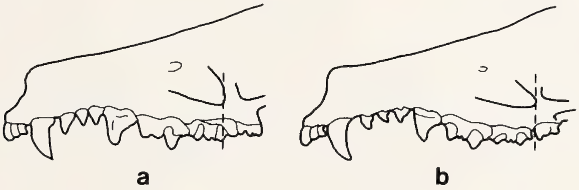


Fig. 7: Rostrum in two moles of "*caeca*" morphotype from Ulcinj (a) and Čemerno (b). The interrupted line indicates the position of the posterior border of the infraorbital foramen in relation to the second molar.

Table 2: Frequency of occurrence of different morphotypes in four groups of blind moles from the western Balkans. See text for explanation.

	T. stankovici	OTU1	OTU2	OTU3
For. infraorbitale	n = 11	n = 14	n = 32	n = 33
Type A	82 %	93 %	31 %	9 %
Type B	18 %	7 %	47 %	45 %
Type C			22 %	45 %
Palatinum	n = 22	n = 14	n = 13	n = 38
Type A	18 %		77 %	53 %
Type B	41 %	71 %	23 %	39 %
Type C	41 %	29 %		8 %
Pelvis	n = 19	n = 8	n = 13	n = 19
caecoidal	21 %	13 %	69 %	47 %
intermediate	37 %	50 %	23 %	26 %
europaeoidal	42 %	37 %	8 %	26 %

types B and C predominated. In Macedonian small blind moles type B was the most common, whilst type C was absent.

Posterior margin of palatine. The three morphotypes distinguished were based on the position of the medial part of the posterior palatine margin in relation to the line connecting the posterior alveolar borders of the last molars:
Type A — the palatine was anterior to the line;
Type B — the palatine was on the line;
Type C — the palatine was posterior to the line.

The palatine margin was more posterior in *T. stankovici* and OTU1 than in OTUs 2 and 3. Morphotype A, absent in OTU1 and rare in *T. stankovici*, predominated in the remaining groups. Morphotype C was not observed in OTU2, and was found only occasionally in OTU3.

First lower premolar (Fig. 8). A small distal cusp was always present and usually welldeveloped in *T. stankovici*. It was frequently absent in OTU1, but whenever present, it was always small. In OTU2 and OTU3 it was nearly always present, though frequently small. Its frequency was 100 % in *T. stankovici* (n = 19), 55 % in OTU1 (n = 11), 92 % in OTU2 (n = 13), and 95 % in OTU3 (n = 19).

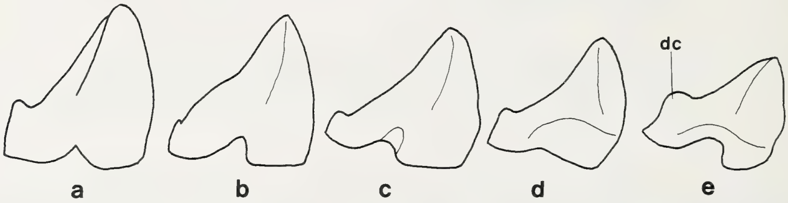


Fig. 8: Variability of the first lower premolar in blind moles from south-eastern Europe. a — *T. stankovici*; b — OTU1; c — OTU2 (Mt Orjen); d, e — OTU3 (d — Durmitor Mts; e — Prilep). The lingual side is shown; anterior is to the right; dc — distal cusp.

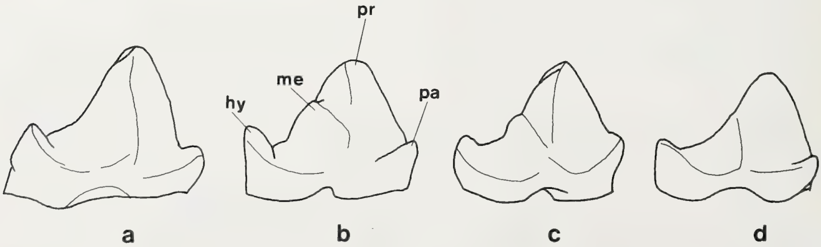


Fig. 9: Variability of the fourth lower premolar in moles of "*caeca*" morphotype. a — OTU1; b — OTU2 (Mt Orjen); c, d — OTU3 (Mt Pelister). The lingual side is shown; anterior is to the right; pr — protoconid, pa — paraconid, me — metaconid, hy — hypoconid.

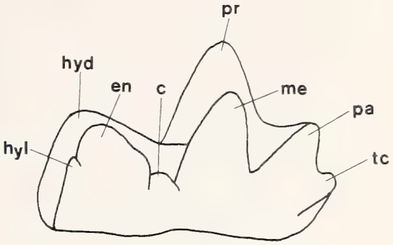


Fig. 10: Third lower molar (scematic) of blind mole from Ulcinj. Lingual side; anterior is to the right; c — entocristid; en — entoconid; hyd — hypoconid; hyl — hypoconulid; me — metaconid; pa — paraconid; pr — protoconid; tc — thickening of cingulum.

Fourth lower premolar (Fig. 9). The metaconid was always absent in OTU1 and either missing or weakly developed in *T. stankovici*. In OTU2 it was nearly always present, and it was common in OTU3. Its frequency was 32 % in *T. stankovici* (n = 19), 0 % in OTU1 (n = 11), 92 % in OTU2 (n = 13), and 55 % in OTU3 (n = 31).

The hypoconid was usually higher than the paraconid in OTU1, whilst the opposite situation prevailed in OTU2 and OTU3. *T. stankovici* frequently had a somewhat reduced paraconid.

Third lower molar (Fig. 10). Entocristid was welldeveloped only in OTU1. It was weak or missing in OTU2 and OTU3, with the exception of one specimen from Mt Lovčen, on which it was clearly visible. In specimens of *T. stankovici* this cusp was either small or absent. Its frequency was 16 % in *T. stankovici* (n = 19), 40 % in OTU1 (n = 10), 9 % in OTU2 (n = 22), and 17 % in OTU3 (n = 29).

The hypoconulid was only welldeveloped in OTU1, and in two specimens from Orjen Mts (OTU2). In the other blind moles, OTU2 and OTU3, it was either absent, or if present, weakly developed.

Os falciformis (Fig. 11). The proximal part of this bone was more robust in OTU1 and *T. stankovici*, with a less conspicuous groove on the antero-lateral margin. The groove was well developed in OTU3, and in some specimens from OTU2.

Pelvis (Fig. 12). In the "europaeoidal" pelvis the bone bridge between the os sacrum and the ischia closes the 4th foramen sacrale from the caudal side. In the "caecoidal" pelvis such an anastomosis is missing, and the 4th sacral foramen is open caudally. Petrov (1971) reported the europaeoidal pelvis to be characteristic of *T. europaea* and of *T. stankovici*, and the caecoidal pelvis of *T. caeca*. Although the caecoidal pelvis prevailed in OTU2 and OTU3, a typical europaeodal condition was also recorded in 6 of 32 specimens (Table 2). In 8 additional specimens a bone bridge was formed, but it was either very thin and hardly closing the foramen, or else the sacrum and ischia were incompletely ossified in this region (designated as the "intermediate" condition in Table 2). In OTU1, typical europaeoidal and intermediate conditions prevailed.

Asymmetry was also observed in this region of the pelvis (Fig. 12d). In one specimen from OTU1, the bone anastomoses were perforated (Fig. 12c), a character not observed in the other moles examined.

None of the cranial, dental or postcranial characters analysed above provided a clear discrimination between OTUs. OTU1 showed several characters in common with *T. stankovici* (anterior border of infraorbital foramen, shape of posterior

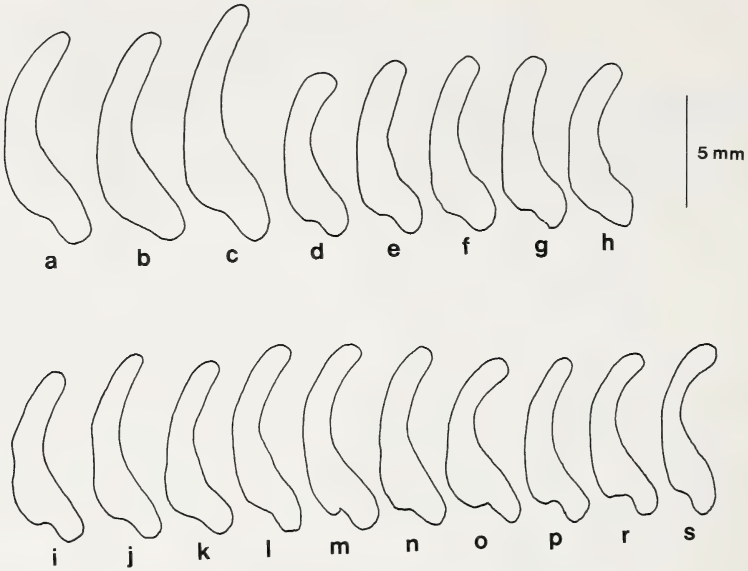


Fig. 11: Variability of the os falciformis in *Talpa stankovici* (a—c) and moles of the "*caeca*" morphotype from Ulcinj (d—h), Mt Lovčen (i), Mt Orjen (j—l), Vilusi (m), Vučje near Gvozd (n), Popova Šapka in Šar planina Mts (o), Derven (p), and Mt Pelister (r, s).

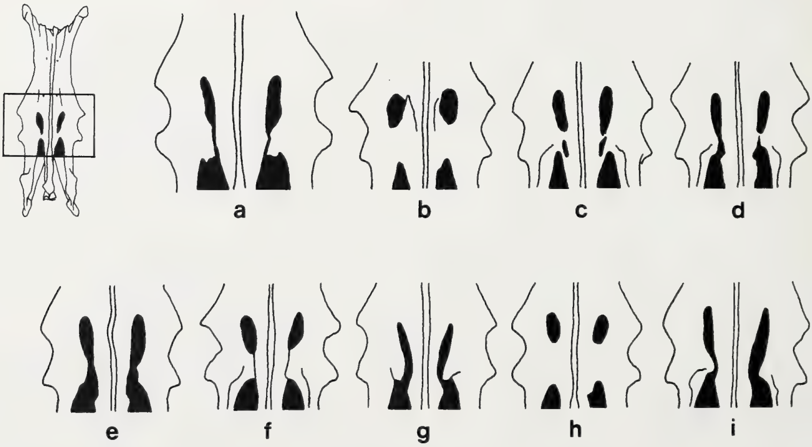


Fig. 12: Variability of the pelvis in the region of 4th foramen sacrale (dorsal side) in *Talpa stankovici* (a) and moles of the "*caeca*" morphotype from Ulcinj (b—e); Mt Lovćen (f); Vučje near Gvozd (g), and Mt Pelister (h, i). Morphotypes b and h are of the "europaeoidal" type; morphotypes a, d are asymmetrical; e, g, and i are of the "caecoidal" type; and morphotype f is of an intermediate type. Morphotype c ist atypical.

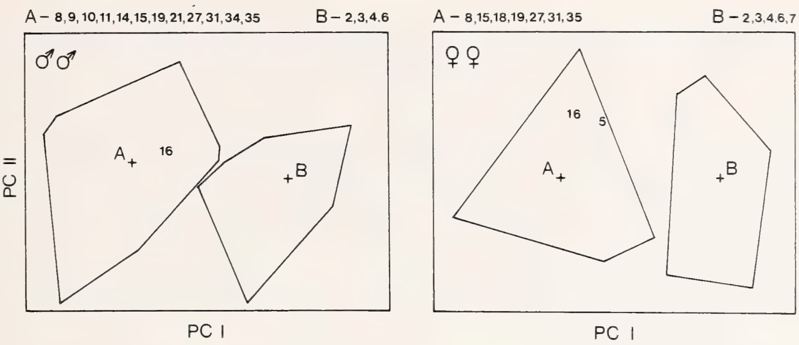


Fig. 13: Projection of (left) 43 male and (right) 21 female *Talpa caeca* on the first two principal components. Polygons enclose scores for all individuals within a group, and crosses are placed on group centroids. See Fig. 1 for identifying numbers.

palatine margin, metaconid on the fourth lower premolar, os falciformis, pelvis), although none of them clearly separated these two groups from OTUs 2 and 3. Taking into consideration the relatively common occurrence of the europaeoidal pelvis in *T. caeca* (OTUs 2 and 3), the separation of *T. caeca* and *T. europaea* also appeared difficult on skeletal characters alone. This result suggests an instability of meristic characters in the genus *Talpa*, and consequently great caution is needed when determining moles by morphological characters alone. Taxonomic conclusions are based on the results of discriminant function analysis, bivariate plotting, and published karyotypic data.

Taxonomy

Talpa caeca Savi

1822. *Talpa caeca* Savi. Type locality: Pisa, Italy.

Distribution: The Southern Alps of France, Italy and Switzerland, the Apennines, western Balkan Mountains between River Neretva and Mt Olympus. Findings below 1000 m rare in the Balkans, forming only 18 % of the records.

According to Corbet (1978) also known from Asia Minor and the Caucasus, but the pygmy moles of the Caucasus regarded as distinct (*T. caucasica* and *T. levantis*), a viewpoint supported by karyological evidence (Sokolov & Tembotov 1989). This study demonstrated *T. levantis* from Asia Minor to be phenetically distinct from the Balkan populations of *T. caeca*. Osborn (1964) listed pygmy moles from European Turkey as *T. caeca*, but Vohralik (1991) considered them, as well as the newly-collected material from the adjacent parts of Bulgaria, as *T. levantis*.

Diagnosis: Blind moles of small size (CbL below 31.7 mm); pelvis predominantly ceacoidal; posterior margin of infraorbital foramen mainly above the contact of the second and third upper molars or posterior to it; posterior border of palatinum frequently anterior to the line connecting the posterior alveolous of third molars; fourth lower premolar usually with metaconid; rostrum longer, lower (Fig. 6) and narrower than in *T. stankovici* (RoC makes 12–14 % of CbL, around 13 % on average; RoM makes 26–30 % of CbL, on average 28.2 %).

Karyotype: 2 n = 36, NF = 68. Specimens were analysed from Gacko, Mt Jakupica, and Mt Lovćen (Todorović & Soldatović 1969, Todorović et al. 1972).

Remarks: Only the western Balkan populations of this species are considered in this paper. They differ from the Alpine *T. caeca* in the fundamental number of chromosome arms: NF = 70 in the Alps, NF = 68 in the Balkans (Niethammer 1990).

Phenetic relations among geographic samples were re-estimated by the principal components analysis for males and females separately. Projection of samples onto the first two principal component axes (77.3 % and 72.1 % of variance explained for males and females, respectively) confirmed the existence of two groups (Fig. 13), as indicated by the previous discriminant function analyses. The groups were separated by principal component 1, which explained 65.8 % of the variance in the original data set in males, and 58.2 % of the variance in females. In both sexes this component had the highest eigenvector values for CbL and MdL, thus suggesting that the majority of interlocality variation in *T. caeca* was attributable to size. Moles from the coast of Montenegro (samples 2, 3, 4, and 6) were the largest. This group corresponds with OTU2 as defined by discriminant function analysis (Fig. 3). Moles from localities 5 and 16, allocated to OTU2 by discriminant function analysis, were placed within the polygon of smaller moles (group A in Fig. 13) in the principal components analysis: their subspecific position was left open. The second principal component (11.4 % and 13.8 % of variance explained in males and females, respectively) was mainly dependent on IoC and BcH, and was difficult to interpret.

Taxonomic conclusions were mainly based on the results of the principal components analysis. A group of small moles (A) was identified as *T. c. hercegovinensis*, and a group of large moles (B) as *T. c. steini.*

Talpa caeca hercegovinensis Bolkay

1925. *Talpa hercegovinensis* Bolkay.
1932. *Talpa olympica* Chaworth-Musters. Type locality: east slope of Mt Olympus, Greece, 800 m.
1971. *Talpa caeca beaucournui* Grulich. Type locality: Mt Pelister, Macedonia, 1800 m.

Holotype: An unsexed specimen, ZMS No. 293, mummified body in bad condition with a broken skull, obtained 18 May 1924. Type seen.
Type locality: Stolac, Herzegovina.
Geographic distribution: Mountains of Herzegovina, northern and north-eastern Montenegro, Kosovo, Albania, and Macedonia; Mt Olympus, Greece. Localities 8—15, 17—21, 27, 30, 31, 34, and 35 in Fig. 1. Vertical range between 405 and 2000 m asl; the majority of records (83 %) are from above 1000 m.
Diagnosis: Small subspecies, CbL below 29.7 mm (males), vs 28.4 mm (females).
Measurements: Listed in Table 3.
Specimens examined: (Total 54; see Fig. 1 for locality numbers). Montenegro: 8 — Durmitor Mts, 2 males, 1 female, 2 unsexed (1 PMS, 2 PMBg, 2 BPC); 9 — Monastry Morača, 1 male (PMS); 10 — Mt Kom Vasojević, 1 male (PMS); Herzegovina: 11 — Prenj Mts, Boračko jezero, 1 male (PMS); 12 — Rujište, 1 female (PMS); 13 — Stolac, 1 unsexed (ZMS; type of *hercegovinensis*); 14 — Čemerno, 1 male (PMS); 15 — Gacko, 12 males, 6 females, 1 unsexed (PMS); Kosovo: 17 — Mt Žljeb, 1 unsexed (PMS); 18 — Rugovo, 1 female (BPC); 19 — Pavlov Kamen, 1 male, 1 female (PMS); Albania: 20 — Trpojë, 1 unsexed (NMW); Macedonia: 21 — Popova Šapka, 1 male (PMS); 27 — Mt Pelister, 3 males, 2 females (4 PMS, 1 NMW); 30 — Prilep, 1 female (PMS); 31 — Mt Babuna, 1 male, 2 females (1 PMS, 2 BPC); 34 — Mt Kožuv, 1 male (BPC); Greece: 35 — Mt Olympus, 3 males, 5 females (BMNH, including type of *olympica*).

Talpa caeca steini Grulich

1971. *Talpa caeca steini* Grulich

Holotype: An adult male, collection of I. Grulich at the Institute of Systematic and Ecological Biology, Czechoslovak Academy of Sciences, Brno, No. 5446/114, obtained 22 June 1965. Type not seen.
Type locality: Mt Lovćen, Montenegro, 1300 m.

Geographic distribution: Montenegro: higher altitudes around the Boka Kotorska Bay, as far north as mountains just above Nikšić. Localities 2—4, 6, and 7 in Fig. 1. Vertical range between 670 and 1350 m asl; only two localities were below 1000 m.

Diagnosis: Large subspecies; Cbl above 29.5 mm (males), vs 28.2 mm (females).

Measurements: Listed in Table 3.

Specimens examined: (Total 40; for locality numbers see Fig. 1). — Montenegro: 2 — Cetinje and Bjeloši, 13 males, 2 females, 1 unsexed (MCSN); 3 — Mt Lovćen, 3 males, 3 females, 1 unsexed (4 PMS, 1 NMW, 2 BPC); 4 — Mt Orjen, 8 males, 3 females (7 PMS, 4 BPC); 6 — Nikšić, 3 males, 2 females (3 PMS, 2 BPC); 7—11 km E Goslić, 1 female (PMS).

Remarks: *Talpa caeca* is apparently larger in areas where not sympatric with other mole species, either *Talpa europaea* or the nominate subspecies of *T. stankovici.* Size reduction in the area of sympatry probably results from character displacement, following niche displacement.

Talpa stankovici V. & E. Martino

Geographic distribution: Western part of the central Balkans, west of the Vardar (Axios) River; north to Šar Planina Mts and Ulcinj; northern Greece (Mt Olympus and Ioannina) in the south; also the island of Corfu (Niethammer 1990, Petrov 1992). From sea level up to 2300 m.

Diagnosis: Blind moles; pelvis rarely typically caecoidal; posterior border of the infraorbital foramen usually above the second upper molar; metaconid on fourth lower premolar frequently missing; rostrum shorter, higher (Fig. 6) and broader than in *T. caeca* (RoC makes 12.6—15.1 % of CbL, above 13.5 % on the average; RoM makes 29.7—33.1 % of CbL, above 29 % on the average).

Karyotype: 2 n = 34, NF = 66 or 64. Animals analysed from Šar Planina Mts, Mt Jakupica, Mt Bistra, Mt Pelister, Ulcinj, Igoumenitsa, Corfu (Todorović et al. 1972, Soldatović et al. 1986, M. Macholan, pers. comm.).

Table 3: Mean (±SE) and range for eight skull characters of *Talpa stankovici montenegrina* ssp. n. and the two Balkan subspecies of *Talpa caeca.*

	T. c. hercegovinensis		*T. c. steini*		*T. s. montenegrina*	
	x̄±SE	Range	x̄±SE	Range	x̄±SE	Range
Males	n = 22—28		n = 22—26		n = 9—10	
CbL	28.30±0.71	27.2—29.7	30.13±0.48	29.5—31.7	29.47±0.56	28.7—30.2
IoC	6.94±0.20	6.4— 7.4	7.07±0.20	6.6— 7.5	7.14±0.21	6.9— 7.6
BcB	14.11±0.37	13.5—15.1	14.67±0.36	13.7—15.3	14.60±0.30	14.2—15.0
BcH	8.13±0.36	7.4— 8.9	8.39±0.32	7.8— 9.3	8.33±0.19	8.0— 8.6
RoC	3.66±0.16	3.4— 4.0	3.91±0.15	3.6— 4.1	4.11±0.17	3.8— 4.3
RoM	7.63±0.26	7.2— 8.2	8.32±0.27	8.0— 9.1	8.54±0.28	8.2— 9.0
MxT	10.89±0.34	10.3—11.6	11.88±0.20	11.5—12.3	11.73±0.34	11.4—12.4
MdL	18.28±0.52	17.2—19.3	19.70±0.36	19.2—20.5	19.62±0.44	18.9—20.4
Females	n = 14—21		n = 8—12		n = 6—7	
CbL	27.84±0.37	27.1—28.4	29.19±0.50	28.2—30.0	28.98±0.31	28.4—29.3
IoC	6.94±0.20	6.6— 7.5	6.98±0.18	6.7— 7.4	7.20±0.10	7.1— 7.3
BcB	13.95±0.22	13.6—14.3	14.30±0.23	14.0—14.7	14.50±0.22	14.1—14.7
BcH	8.01±0.29	7.6— 8.5	8.05±0.42	7.5— 8.7	8.33±0.24	7.9— 8.6
RoC	3.63±0.17	3.4— 4.0	3.80±0.16	3.5— 4.0	4.10±0.08	4.0— 4.2
RoM	7.56±0.27	7.1— 8.2	8.28±0.36	7.8— 8.8	8.51±0.22	8.2— 8.7
MxT	10.85±0.23	10.3—11.3	11.56±0.28	11.0—11.9	11.53±0.16	11.2—11.7
MdL	17.91±0.41	17.1—18.5	19.10±0.34	18.4—19.5	19.21±0.23	18.8—19.5

Talpa stankovici stankovici V. & E. Martino

1931. *Talpa romana stankovici* V. & E. Martino

Holotype: An adult male, Zoological Institute, Academy of Sciences, Sanct Petersburg, No. 537 M. c., obtained 26 August 1928. Type not seen.
Type locality: Magarevo Village, Mt Pelister, Macedonia, 1000 m.
Geographic distribution: Macedonia, west of the River Vardar, and north to Šar Planina Mts. Southern border unknown; specimens from NW Greece differ from those from Macedonia (including type locality population) in the position of the centromere on 14th and 16th chromosome pairs (Soldatović et al. 1986).
Diagnosis: Large subspecies, CbL above 31.6 mm; distal cusp on lower premolar always present; metaconid on fourth lower premolar present in approximately one third of specimens.
Measurements: See Kryštufek (1987).
Specimens examined: (Total 52; for locality numbers see Fig. 1). — Macedonia: 21 — Popova Šapka, 5 males, 5 females (4 PMS, 6 BPC); 22 — Mt Bistra, 5 males, 2 females (6 PMS, 1 BPC); 23 — Mt Jakupica, 1 unsexed (PMS); 24 — Vratište, 2 males, 1 female (1 PMS, 2 BPC); 25 — Struga, 2 males (1 PMS, 1 BPC); 26 — Mt Galičica, 4 males, 1 female (4 PMS, 1 BPC); 27 — Mt Pelister, 3 males, 2 females (3 PMS, 2 BPC); 28 — Mogila, 5 males (2 PMS, 3 BPC); 29 — Topolčani, 2 males, 1 female (BPC); 30 — Prilep, 2 males (1 PMS, 1 BPC); 31 — Mt Babuna, 3 males, 2 females (1 PMS, 4 BPC); 32 — Pletvar, 1 male (BPC)); 33 — Mt Kajmakčalan, 2 males, 1 female (2 PMS, 1 BPC).

Talpa stankovici montenegrina, new subspecies

Holotype: An adult female, PMS 3205, skin, skull, and pelvis, obtained 14 November 1983 by B. Kryštufek and M. Štangelj.
Type locality: Ulcinj, Montenegro, approximately 5 m asl.
Geographic distribution: Known only from sandy beaches between the town of Ulcinj and the Bojana (Drini) River (point 1 in Fig. 1). All records are from the coastal area, between 3 and 5 m asl.
Diagnosis: Small blind mole with "*stankovici*" karyotype (Todorović et al. 1972). Easily distinguished from the nominate subspecies by smaller size alone (CbL below 31 mm). For other characters see Table 3 and text.

Because of its small size, it appears morphologically similar to *T. caeca*, but rostrum shorter, higher (Fig. 6) and broader. Posterior border of palatinum foramen in the majority of specimens not anterior to the line connecting the posterior margin of alveolus of last molars; metaconid on fourth lower premolar always absent. Other diagnostic characters as for the species.
Measurements: Measurements (in mm) of the holotype are as follows: CbL, 28.4; IoC, 7.2; BcB, 14.1; BcH, 7.9; RoC, 4.2; RoM, 8.7; MxT, 11.2; MdL, 18.8. Means and ranges of all specimens examined are listed in Table 3.
Etymology: Name according to the area of origin: Montenegro.
Specimens examined: (Total 17). Montenegro: Ulcinj, 9 males, 7 females, 1 unsexed (11 PMS, 2 ZFMK, 4 BPC).

Acknowledgements

I thank the following people who provided access to specimens in their care: P. Jenkins (BMNH), M. Valle (MCSN), F. Spitzenberger and K. Bauer (NMW), Đ. Mirić (PMBg), B. Petrov (BPC), and S. Obratil (ZMS). G. Džukić (Belgrade) provided useful information on the exact origin of Ulcinj moles collected by Z. Dunđerski for karyological analysis. M. Macholan (Brno) allowed to use unpublished karyological data of *Talpa stankovici* from the type locality, and H. Griffiths (Leeds) improved the English version. An anonymous reviewer provided valuable comments on the earlier draft of this paper.

Zusammenfassung

Kleine Blindmaulwürfe mit 2 n = 34 Chromosomen aus Ulcinj, Montenegro, gehören nach den Resultaten einer Diskriminanzanalyse von 7 Schädelmaßen nicht zu *Talpa caeca*, sondern zu *T. stankovici*. Auf der Basis weiterer Schädel-, Zahn- und Skelettstudien wird dafür ein neues Taxon, *T. s. montenegrina* ssp. n., aufgestellt. Bei *Talpa caeca* vom Balkan können zwei Unterarten getrennt werden, *T. c. hercegovinensis* und *T. c. steini*. Weder *T. caeca* noch *T. stankovici* ähneln den kleinen Blindmullen aus Kleinasien, die wohl eine eigene Art *T. levantis* darstellen.

References

Corbet, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review. — British Museum (Nat. Hist.) & Cornell Univ. Press, London.

Corti, M. & A. Loy (1987): Morphometric divergence in southern European moles (Insectivora, Talpidae). — Boll. Zool. 54: 187—191.

Filippucci, M. G., G. Nascetti, E. Capanna & L. Bullini (1987): Allozyme variation and systematics of European moles of the genus *Talpa* (Mammalia, Insectivora). — J. Mamm. 68: 487—499.

Grulich, I. (1971): Zur Variabilität von *Talpa caeca* Savi aus Jugoslawien. — Acta Sc. Nat. Brno 5 (9): 1—47.

Kryštufek, B. (1987): Skull variability of *Talpa romana stankovici* from Macedonia. — Acta theriol. 32: 463—474.

Kryštufek, B. (1991): Taxonomic review of *Talpa caeca* Savi, 1822 from Yugoslavia. — I. European congress of mammalogy, Lisboa, Abstracts, p. 140.

Lemen, C. A. (1983): The effectiveness of methods of shape analysis. — Fieldiana Zoology 15: 1—17.

Niethammer, J. (1990): *Talpa stankovici* V. et E. Martino, 1931 — Balkan-Maulwurf. — In: J. Niethammer & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas 3/1. AULA Verlag, Wiesbaden, pp. 141—144.

Niethammer, J. (1990): *Talpa caeca* Savi, 1822 — Blindmaulwurf. — In: J. Niethammer & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas 3/1. AULA Verlag, Wiesbaden, pp. 145—156.

Osborn, D. J. (1964): Notes on the moles of Turkey. — J. Mamm. 45: 127—129.

Petrov, B. M. (1971): Taxonomy and distribution of moles (genus *Talpa*, Mammalia) in Macedonia. — Acta Musei Macedonici Sci. Nat., Skopje 12 (6/107): 117—138.

Petrov, B. M. (1974): Einige Fragen der Taxonomie und die Verbreitung der Vertreter der Gattung *Talpa* (Insectivora, Mammalia) in Jugoslawien. — Symposium theriologicum II, Academia, Praha, pp. 117—124.

Petrov, B. M. (1992): Mammals of Yugoslavia — Insectivores and Rodents. — Nat. Hist. Mus. Suppl. 37, Beograd.

Sokolov, V. E. & A. K. Tembotov (1989): Mlekopitajuščie Kavkaza: Nasekomojadnie. — Nauka, Moscow.

Soldatović, B., Z. Dunđerski & M. Todorović (1986): A new mole karyotype from the Balkans. — Arhiv biol. nauka, Beograd 38: 9P—10P.

Todorović, M. (1970): Variability of the mole (*Talpa*) in Macedonia. — Arhiv biol. nauka, Beograd 19: 183—191.

Todorović, M. & B. Soldatović (1969): The karyotype of the subspecies *Talpa mizura hercegovinensis*. — Arhiv biol. nauka, Beograd 21: 5P—6P.

Todorović, M., B. Soldatović & Z. Dunđerski (1972): Karyotype characteristics of the population of the genus *Talpa* from Macedonia and Montenegro. — Arhiv biol. nauka, Beograd 24: 131—139.

Vohralik, V. (1991): A record of the mole *Talpa levantis* (Mammalia: Insectivora) in Bulgaria and the distribution of the species in the Balkans. — Acta Univ. Carolinae — Biol. 23: 119—127.

Dr. Boris Kryštufek, Slovene Museum of Natural History, Prešernova 20, PO Box 290, 61001 Ljubljana, Slovenia.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 1	S. 17—31	Bonn, April 1994

A study of the baculum in the genus *Nycteris* (Mammalia, Chiroptera, Nycteridae) with consideration of its taxonomic importance

N. M. Thomas, D. L. Harrison & P. J. J. Bates

Abstract. The bacula of 11 of the 15 species commonly recognised within the genus *Nycteris* (Cuvier & E. Geoffroy, 1795) have been examined. The bacula are described and illustrated, and notes on the systematics of the genus, with particular reference to bacular morphology, are included. *N. parisii* is considered distinct from *N. woodi* on the basis of bacular morphology. The baculum of *N. woodi* separates it from the other members of the *macrotis* group. *N. grandis* has a particularly distinctive baculum.

Key words. *Nycteris*, bacular morphology, systematics.

Introduction

The baculum (os penis) was first named by Thomas (1915). It is known to occur in five orders of Mammalia: Insectivora, Chiroptera, Primates, Carnivora and Rodentia and has been widely used in determining phyletic relationships, species diagnosis and as a criterion in age determination. Morphologically, it is one of the most diverse of all bones varying greatly among groups while staying more or less constant within species (Patterson & Thaeler 1982). It has played an important role in bat systematics both in discriminating between closely related, often sympatric species of which conventional morphological characters are otherwise very similar, such as *Myotis* and *Plecotus* and in determining taxonomic groupings such as in the Vespertilioninae; for a comprehensive study of this role in the Chiroptera see Hill & Harrison (1987).

The Nycteridae (Slit-faced bats) is a monogeneric family with a geographical range restricted to Africa, Arabia and south-east Asia (Hill & Smith 1984). As here understood it does not include New World taxa usually referred to *Lasiurus* (Gray 1831) but referred to *Nycteris* by Hall (1981) on account of nomenclatorial priority (see Anonymous 1929). As the name suggests, the Slit-faced bats are characterised by a deep median furrow margined by cutaneous lateral projections on the muzzle. The tail is enclosed throughout in the interfemoral membrane and is remarkable on account of the bifid form (T-shaped) of the last caudal vertebra. The ears are tall and rounded above and the tragus is well developed and simple in form. The skull has powerful supraorbital ridges with a postorbital process forming a frontal shield, which is deeply concave in the interorbital region. The premaxillaries are represented by palatal branches only. The dental formula is i 2/3 c 1/1 pm 1/2 m 3/3 = 32.

To date there has been no comprehensive review of the bacula of *Nycteris*, although Wassif & Madkour (1972) illustrated the baculum of *Nycteris thebaica*. Andersen (1912) undertook a brief review of the genus (which he referred to *Petalia*). He named eight new forms, recognised 15 valid species from Asia and Africa and divided them into four species groups: *javanica*; *aethiopica*; *hispida* and *thebaica*.

Ellerman & Morrison-Scott (1951) recognised two species in the Palaearctic and Indian regions, *N. javanica* and *N. thebaica* with the taxon *tragata* considered as a subspecies of *N. javanica* with a geographical range restricted to Burma, Malaysia and Borneo. Later (1955), they suggested that *N. tragata* was a distinct species on account of its apparently bifid upper incisors. In their review of Southern African mammals Ellerman et al. (1953) included a key, synonymies and a brief review of the geographical ranges of the six species which occur in the region: *N. nana*, *N. arge*, *N. hispida*, *N. thebaica*, *N. macrotis* and *N. woodi*. Aellen (1959) reviewed the four *Nycteris* species groups of Andersen (1912) and considered *N. javanica* to be distinct on account of its trifid upper incisors, and transferred the taxa *N. arge*, *N. nana* and *N. major* to a new group called the *arge* group; in consequence his five species groups were *arge*, *javanica* (restricted to Asia), *hispida*, *aethiopica* and *thebaica*. Subsequently Kulzer (1962) included *N. aethiopica* in the synonymy of *N. macrotis*. This view was not followed by Rosevear (1965) who recognised ten valid species in West Africa, including *N. aethiopica*, which he allocated to the same four African species groups as Aellen (1959). Rosevear included *N. parisìi* in the *aethiopica* group, and the taxon *intermedia* was included in the synonymy of *N. arge*. Dalquest (1965) described *N. vinsoni*, which he considered to be closely related to *N. thebaica*, although a separate species. Kock (1969) regarded *N. gambiensis* as a subspecies of *N. thebaica* (a view followed by Koopman [1975]), and synonymised *N. vinsoni* with *N. macrotis*. Hayman & Hill (1971) recognised the same ten African species as Rosevear (1965) including *N. aethiopica*, and additionally including *N. woodi* from southern Africa. Following Rosevear (1965) they referred *N. intermedia* to *N. arge*. They suggested that *N. madagascariensis* probably represents *N. thebaica* "on the island". Koopman (1975) suggested that *N. aurita* could be a discrete species in East Africa, however for an alternative view see Harrison (1957). Like Kock (1969), Koopman (1975) considered *N. gambiensis* as a subspecies of *N. thebaica*. Honacki et al. (1982) listed 14 species worldwide (*N. arge*, *N. gambiensis*, *N. grandis*, *N. hispida*, *N. javanica*, *N. macrotis*, *N. madagascariensis*, *N. major*, *N. nana*, *N. parisii*, *N. thebaica*, *N. tragata*, *N. vinsoni*, *N. woodi*) maintaining *N. gambiensis* as a full species but including *N. aurita* in *N. hispida* (but see contrary views of Van Cakenberghe & De Vree [1993 b]) and *N. aethiopica* in *N. macrotis*. Van Cakenberghe & De Vree (1985) undertook statistical analyses of the *macrotis* and *arge* groups; recognising *N. macrotis* and *N. woodi* in the former and *N. arge*, *N. nana*, *N. major* and *N. intermedia* in the latter. They considered *N. intermedia* as a distinct species, but recognised that the morphometric characters that discriminate it from *N. nana* and *N. arge* are "very faint", particularly versus *N. arge*. The taxon *madagascariensis* was included in the synonymy of *N. macrotis*; the taxon *parisii* could not be distinguished from *N. woodi* since the characters forearm length and pelage colour were inconclusive. Bergmans & van Bree (1986) stated that *N. tragata* was larger than *N. javanica* and suggested a need for further taxonomic investigations. Meester et al. (1986) included a full listing and classification of the southern African *Nycteris* with a key and distributions. Van Cakenberghe (1987), in a brief review of the genus, suggested that *N. javanica* was primitive and most closely related to the *arge* group. Corbet & Hill (1991) recognised 14 species (*N. arge*, *N. gambiensis*, *N. grandis*, *N. hispida*, *N. intermedia*, *N. javanica*, *N. macrotis*, *N. madagascariensis*, *N. major*, *N. nana*, *N.*

thebaica, N. tragata, N. vinsoni, N. woodi). They included *N. parisii* in *N. woodi* and treated *N. gambiensis, N. madagascariensis* and *N. vinsoni* as distinct species. Koopman (1992) considered *N. vinsoni* to be a subspecies of *N. macrotis.*

Materials and Methods

A combination of external, cranial and dental characters were used to identify the specimens which were taken from the collections of the Natural History Museum, London (BM) the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN), the National Museum of Zimbabwe (NM), and the Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, Kent (HZM). Bacula were prepared from spirit specimens or dry study skins. Preparation involved light boiling followed by a period of maceration in a solution of 5 % potassium hydroxide and alizarin red stain followed by removal of the tissue by dissection. The cleared specimen was then stored in glycerol.

The figures were drawn using a Wild-Heerbrugg stereo microscope with attached camera lucida, and measured with a graticule scale. The same scale of magnification (x25) was used for all bacula, and the drawings provide dorsal (D) and right lateral (RL) views. The teeth and tragi were drawn at a magnification of x12. All drawings were by the senior author.

Results

Currently 15 species of *Nycteris* are recognised (Honacki et al. 1982; Corbet & Hill 1991), and their diagnostic characters are presented below (see Table 1). The four commonly recognised tragus types are illustrated in Fig. 1, and the posterior mandibular premolar form for each group is illustrated in Fig. 2. In total 48 bacula from 11 species were examined. Details of specimens, geographical range and bacular morphology are as follows:

Nycteris arge Thomas, 1903

Bacula examined: HZM.2.7845 (Zaïre); HZM.4.22620 (Congo); HZM.5.22621 (Congo); HZM.6.22622 [Fig. 3a] (Congo); HZM.7.22623 (Congo); HZM.8.23395 [Fig. 3b] (Congo).

Geographical distribution: Restricted to Africa; ranges from Sierra Leone to Zaïre and north-east Angola, Uganda, western Kenya, western Tanzania and south-western Sudan.

Bacular morphology: The baculum ranges from 3.15—4.28 mm in length. The shaft is long, slender, parallel-sided and essentially straight. The base is expanded and rounded; in lateral profile it is sometimes angled ventrally. The tip is simple, with only a small expansion.

Greatest length of bacula: 3.15 mm (HZM.2.7845); 4.28 mm (HZM.4.22620); 4.09 mm (HZM.5.22621); 3.75 mm (HZM.6.22622); 3.97 mm (HZM.7.22623); 4.10 mm (HZM.8.23395).

Nycteris intermedia Aellen, 1959

Bacula examined: No specimens were seen.

Geographical distribution: Restricted to Africa; including Ivory Coast; Ghana; Gabon; Cameroon; Angola; Liberia; Zaïre and Tanzania (after Van Cakenberghe & De Vree 1985).

Nycteris nana Andersen, 1912

Bacula examined: MNHN.1983—1030 (Cameroon); BM.22.12.17.37 [Fig. 3c] (Chiromo, Malawi); BM.54.794 (Congo).

Geographical distribution: Restricted to Africa; ranging from Ghana, Ivory Coast to north-east Angola and Zaïre; Uganda, western Kenya, south-western Sudan and western Tanzania.

Bacular morphology: The baculum ranges from 2.10—3.36 mm in length, smaller than that of *N. arge*. The shaft is slender, parallel-sided and essentially straight. As with *N. arge*, the base is expanded and rounded and in lateral profile is often angled ventrally. The tip is simple, with only a small expansion.

Greatest length of bacula: 3.36 mm (MNHN.1983—1030); 2.61 mm (BM.22.12.17.37); 2.10 mm (BM.54.794).

Nycteris major Andersen, 1912

Bacula examined: No specimens were seen.

Geographical distribution: Restricted to Africa; including Benin, Cameroon, Congo Republic, Gabon, south and east Zaïre.

Nycteris javanica E. Geoffroy, 1813

Bacula examined: MNHN.1948—491A (Java); MNHN.1948—491B [Fig. 3d] (Java); MNHN.1948—491C (Java).

Geographical distribution: Restricted to SE. Asia; ranges through Java to Bali.

Bacular morphology: The baculum is relatively shorter than that of *N. tragata* ranging from 2.76—2.88 mm in length. The shaft is long, slender, parallel-sided and essentially straight. The base is expanded and rounded and in lateral profile is angled ventrally. The tip is simple and expanded.

Greatest length of bacula: 2.88 mm (MNHN.1948—491A); 2.76 mm (MNHN.1948—491B); 2.85 mm (MNHN.1948—491C).

Nycteris tragata Andersen, 1912

Baculum examined: HZM.2.7442 [Fig. 3e] (Malaysia).

Geographical distribution: Restricted to SE. Asia; ranges from south Burma through Thailand, Malaysia, Sumatra and Borneo.

Bacular morphology: The baculum exceeds that of *N. javanica* in length. The shaft is long, slender and parallel-sided. The base is expanded and rounded, with a ventral angle in lateral view, as in *N. arge*. The tip is simple with only a small expansion.

Greatest length of baculum: 3.58 mm (HZM.2.7442).

Nycteris hispida Schreber, 1774

Bacula examined: HZM.4.2207 [Fig. 4a] (Kenya); HZM.27.4742 (—); HZM.28.4808 [Fig. 4b] (Cameroon); HZM.29.4809 [Fig. 4c] (Cameroon); HZM.32.4926 (Sierra Leone); HZM. 34.5645 [Fig. 4d] (Sudan); HZM.35.5646 (Sudan).

Geographical distribution: Restricted to Africa; ranging from Senegal to Somalia, Angola, Mozambique, Malawi, Zimbabwe and perhaps Namibia; Zanzibar; Bioko.

Bacular morphology: The baculum ranges from 3.33—4.16 mm in length. The shaft is long, slender and variably ventrally curved. The base is expanded and in lateral profile is angled ventrally. The tip is sometimes angled ventrally. It has a projection on the ventral aspect varying between individuals from a slight swelling to a pronounced hook.

Greatest length of bacula: 3.84 mm (HZM.4.2207); 3.97 mm (HZM.28.4808); 4.16 mm (HZM.29.4809); 4.03 mm (HZM.32.4926); 3.33 mm (HZM.34.5645); 3.33 mm (HZM.35.5646).

Nycteris grandis Peters, 1871

Bacula examined: HZM.2.2807 [Fig. 4e] (Kilosa, Tanzania); HZM.10.4716 [Fig. 4f] (Mikumi, Tanzania).

Geographical distribution: Restricted to Africa; ranging from Senegal to Zaïre, Kenya, Tanzania and Uganda to Zambia, Malawi, Zimbabwe and Mozambique; Zanzibar, Pemba. Possibly Namibia.

Bacular morphology: The baculum ranges from 3.45—3.54 mm in length, and is small in relation to body size. The shaft is stout and deep, unlike that of any other *Nycteris* examined. The base is narrow and in lateral profile is usually angled ventrally. The tip is squared, with a pronounced ventral projection.

Greatest length of bacula: 3.54 mm (HZM.2.2807); 3.45 mm (HZM.10.4716).

Nycteris macrotis Dobson, 1876

Bacula examined: HZM.2.1071 [Fig. 5a] (Somalia); HZM.3.2228 (Abakaliki, Nigeria); HZM. 6.3137 [Fig. 5b] (120 km north of Addis Ababa, Ethiopia); HZM.7.2634 [Fig. 5c] (Tanzania); HZM.16.2755 [Fig. 5d] (Tanzania); HZM.33.7158 (Tanzania); HZM.38.8952 [Fig. 5e] (Gambia); MNHN.1985—294 (Senegal).

Geographical distribution: Restricted to Africa; ranges from Senegal to Ethiopia, south to Zimbabwe, Botswana, Angola and Malawi; Zanzibar.

Bacular morphology: The baculum ranges from 3.84—5.12 mm in length, the longest in the study group. The shaft is long, parallel-sided and usually straight, thickening towards the base. The base has two basal lobes of varying development; in lateral view it is sometimes angled ventrally. The tip is expanded and trifid with three variably developed processes.

Greatest length of bacula: 4.42 mm (HZM.2.1071); 5.12 mm (HZM.3.2228); 3.84 mm (HZM.6.3137); 4.99 mm (HZM.7.2634); 4.67 mm (HZM.16.2755); 4.74 mm (HZM.33.7158); 5.06 mm (HZM.38.8952); 4.80 mm (MNHN.1985—294).

Nycteris parisii de Beaux, 1924

Baculum examined: BM.87.78 [Fig. 5f] (Somalia)

Geographical distribution: Restricted to Africa; including north Cameroon; southern Somalia and Ethiopia.

Bacular morphology: As in *N. macrotis*, the baculum is large in comparison to the other *Nycteris* studied. The shaft is long, parallel-sided and essentially straight, thickening towards the base. The base is expanded; in lateral profile it is angled ventrally. As in *N. macrotis*, the tip is expanded and trifid with three variably developed processes.

Greatest length of baculum: 4.30 mm (BM.87.78).

Nycteris woodi Andersen, 1914

Bacula examined: HZM.2.6696 (Masvingo, Zimbabwe); NM.60543 [Fig. 6a] (northern Mashonaland, Zimbabwe); NM.60545 [Fig. 6b] (northern Mashonaland, Zimbabwe); NM.60547 [Fig. 6c] (northern Mashonaland, Zimbabwe).

Geographical distribution: Restricted to Africa; including south-east Zimbabwe; central & eastern Zambia; south-west Tanzania.

Bacular morphology: The baculum ranges from 2.49—2.73 mm in length, one of the smallest of the study group. The shaft is straight and parallel-sided. The base is expanded; in lateral profile it is angled ventrally. The tip is simple and unexpanded, unlike *N. macrotis* and *N. parisii*.

Greatest length of bacula: 2.52 mm (HZM.2.6696); 2.73 mm (NM.60543); 2.49 mm (NM.60545); 2.49 mm (NM.60547).

Nycteris vinsoni Dalquest, 1965

Bacula examined: No specimens were seen.

Geographical distribution: Restricted to Africa; known only from Mozambique.

Nycteris thebaica E. Geoffroy, 1818

Bacula examined: HZM.122.5313 (Liwale, Tanzania); HZM.123.5314 [Fig. 7a] (Liwale, Tanzania); HZM.125.5340 [Fig. 7b] (Aden, south Yemen); HZM.129.5365 (South Africa); HZM.131.5367 (South Africa); HZM.154.6270 (Liwale, Tanzania); HZM.156.6293 (Liwale, Tanzania); HZM.157.6430 (Mwaya, Tanzania); HZM.160.6501 (Tanzania); HZM.161.6502 (Tanzania); HZM.165.7764 (Chilanga, Zambia).

Geographical distribution: Widespread; ranging from central and south western Arabia; Israel, Sinai, Egypt, Morocco, Senegal, Benin, Somalia and Kenya to South Africa; Zanzibar; Pemba.

Bacular morphology: The baculum ranges from 2.49—2.97 mm in length. The shaft is slender and parallel-sided. The base is expanded; in lateral profile it is usually angled ventrally. The tip is simple with a small expansion.

Greatest length of bacula: 2.91 mm (HZM.122.5313); 2.85 mm (HZM.123.5314); 2.69 mm (HZM.125.5340); 2.52 mm (HZM.129.5365); 2,70 mm (HZM.131.5367); 2.52 mm (HZM.154.6270); 2.49 mm (HZM.156.6293); 2.85 mm (HZM.157.6430); 2.73 mm (HZM.160.6501); 2.52 mm (HZM.161.6502); 2.97 mm (HZM.165.7764).

Nycteris gambiensis Andersen, 1912

Bacula examined: BM.56.35 [Fig. 7c] (Sierra Leone); BM.84.816 (northern Nigeria); MNHN.1984—1294 [Fig. 7d] (Senegal).

Geographical distribution: Restricted to Africa; including Senegal; Guinea; Sierra Leone; Ghana; Gambia; Togo; Upper Volta and Benin.

Bacular morphology: The baculum ranges from 2.88—3.42 mm in length. The shaft is slender and parallel-sided. The base is expanded and in lateral view is angled ventrally. The tip is simple with a slight expansion.

Greatest length of bacula: 2.88 mm (MNHN.1984—1294); 2.88 mm (BM.56.35); 3.42 mm (BM.84.816).

Nycteris madagascariensis Grandidier, 1937

Bacula examined: No specimens were seen.

Geographical distribution: Known only from Madagascar.

Discussion

The bacula of the eleven species of *Nycteris* studied fall into three basic morphotypes; in two the tip is trifid, *N. macrotis* and *N. parisii*; in two it is ventrally hooked, *N. hispida* and *N. grandis* and in seven it is simple, *N. arge*, *N. nana*, *N. tragata*, *N. javanica*, *N. thebaica*, *N. gambiensis* and *N. woodi*.

The baculum has proved to be a valuable additional character in distinguishing between certain species within the genus. In particular it shows that, contrary to views of Van Cakenberghe & De Vree (1985), *N. parisii* is a distinct species, not conspecific with *N. woodi* but more closely related to *N. macrotis*.

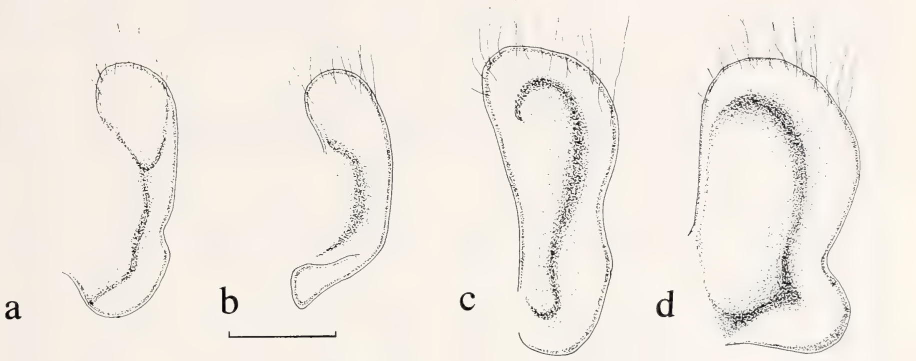


Fig. 1: Four tragus types found in *Nycteris*; (a) outer margin notched: *N. arge* (HZM.3.22619, Congo); (b) outer margin smooth: *N. hispida* (HZM.48.25092, Zimbabwe); (c) semi-lunate: *N. macrotis* (HZM.39.10127, Nigeria); (d) pyriform: *N. thebaica* (HZM.96.4910, Mozambique). — Scale = 2 mm.

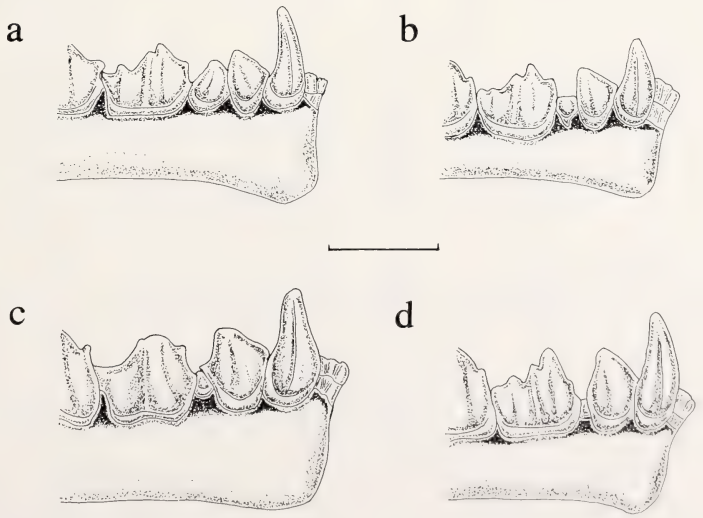


Fig. 2: Anterior mandibular dentition of *Nycteris*; (a) *N. arge* (HZM.6.22622, Congo); (b) *N. hispida* (HZM.33.5382, Tanzania); (c) *N. macrotis* (HZM.42.14215, Gambia); (d) *N. thebaica* (HZM. 125.5340, Arabia). — Scale = 2 mm.

Table 1: Character matrix of the fifteen species of *Nycteris* currently recognised.

Species	Forearm length (mm)	Ear length (mm)	Tragus shape	Posterior lower premolar form	Upper incisor form	Condylo-canine length (mm)	C—M^3 (mm)	Bacular length (mm)	Bacular morphology
				arge group					
N arge	36.0—46.0*	28.0—33.0*	outer margin notched Fig. 1a	large Fig. 2a	bifid	16.4—18.1	6.2—7.6*	3.15—4.28	simple
N. intermedia	36.1—37.2*	23.5—24.0*	outer margin notched	large	bifid	GTL 17.6—18.7*	6.1—6.4*	—	—
N. nana	32.0—36.0*	20.0—22.0*	outer margin notched	large	bifid	13.8—14.2	5.0—5.8*	2.10—3.36	simple
N. major	47.0—50.0*	27.0—32.0*	outer margin notched	large	bifid	GTL 20.9—22.5*	7.0—7.8*	—	—
N. javanica	45.2—50.1	28.0—30.0	semi-lunate*	large	trifid*	17.6—19.5	7.0—8.3	2.76—2.88	simple
N. tragata	46.0*	28.5	outer margin smooth*	large	bifid*	16.5—19.4	6.8—8.1	3.58	simple
				hispida group					
N. hispida	36.0—45.0*	18.0—25.0*	outer margin smooth Fig. 1b	small Fig. 2b	trifid	13.8—16.2	5.4—6.5	3.33—4.16	ventrally hooked
N. grandis	57.0—66.0*	28.0—35.0*	outer margin smooth	small	trifid	22.5—24.4	8.2—9.9	3.45—3.54	ventrally hooked

Species	Forearm length (mm)	Ear length (mm)	Tragus shape	Posterior lower premolar form	Upper incisor form	Condylo-canine length (mm)	C—M^3 (mm)	Bacular length (mm)	Bacular morphology
				macrotis group					
N. macrotis	45.0—52.4*	28.0—36.0*	semi-lunate Fig. 1c	small Fig. 2c	bifid	18.0—19.8	6.8—8.2	3.84—5.10	trifid tipped
N. parisii	38.0—43.0*	19.2—21.0*	semi-lunate	small	bifid	14.9	5.6—6.0*	4.30	trifid tipped
N. woodi	37.0—42.5*	29.0—34.0*	semi-lunate	small	bifid	14.9—17.5	5.4—6.5	2.49—2.73	simple
N. vinsoni	50.0*	22.0*	semi-lunate*	small	bifid	CBL 22.0*	7.8*	—	—
				thebaica group					
N. thebaica	42.0—52.0*	28.0—37.0*	pyriform Fig. 1d	small Fig. 2d	bifid	16.4—18.3	6.0—7.0	2.49—2.97	simple
N. gambiensis	38.6—44.0*	21.0—34.0*	pyriform	small	bifid	15.9—16.7	5.0—6.5*	2.88—3.42	simple
N. madagascariensis	51.0*	27.0*	—	—	—	GTL 22.0*	8.0*	—	—

* Data from« Andersen (1912); Grandidier (1937); Aellen (1959); Dalquest (1965); Rosevear (1965); Hayman & Hill (1971); Adam & Hubert (1976); Van Cakenberge & De Vree (1985); Happold & Happold (1990); Koopman (1992).

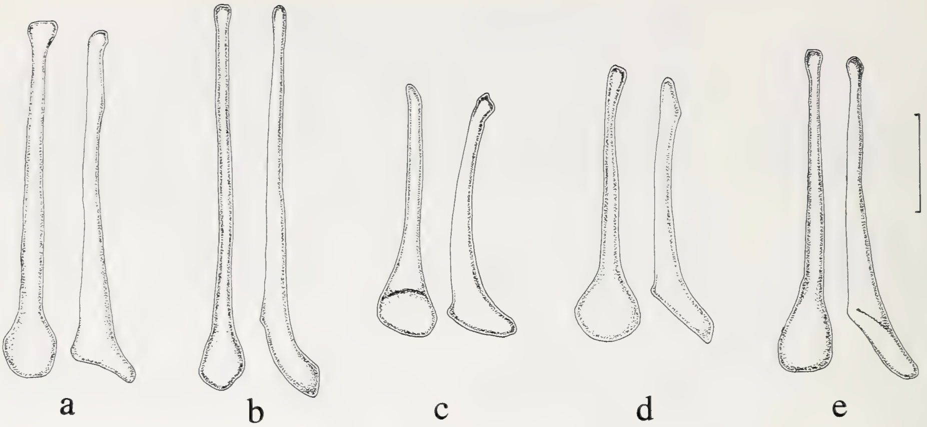


Fig. 3: Baculum (Dorsal [D] left; right lateral [RL] right of (a) *N. arge* (HZM.6.22622); (b) *N. arge* (HZM.8.3395); (c) *N. nana* (BM.22.17.37); (d) *N. javanica* (MNHN. 1948—491B); (e) *N. tragata* (HZM.2.7442). — Scale = 1 mm.

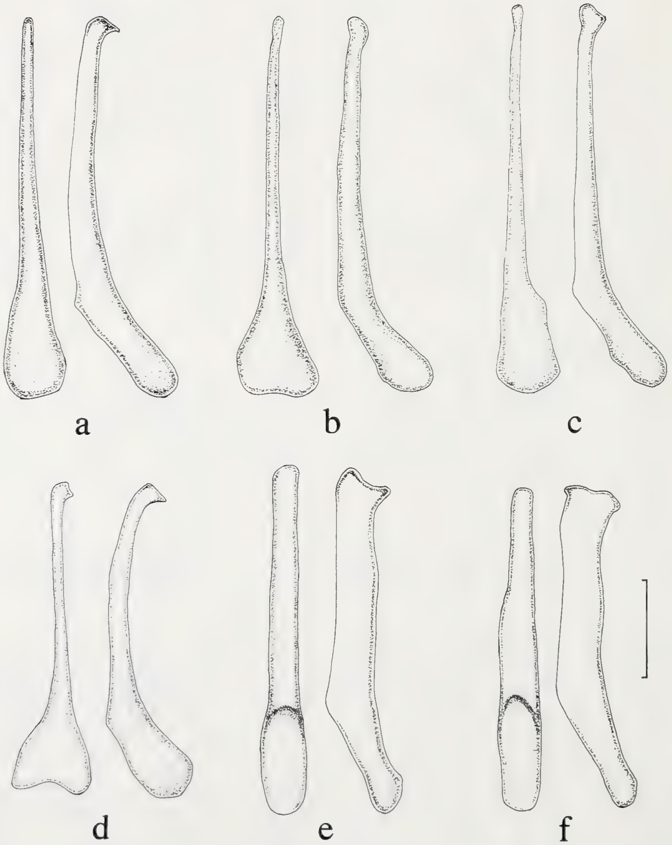


Fig. 4: Baculum (D, RL) of (a) *N. hispida* (HZM.4.2207); (b) *N. hispida* (HZM.28.4808); (c) *N. hispida* (HZM.29.4809); (d) *N. hispida* (HZM.34.5645); (e) *N. grandis* (HZM.2.2807); (f) *N. grandis* (HZM.10.4716). — Scale = 1 mm.

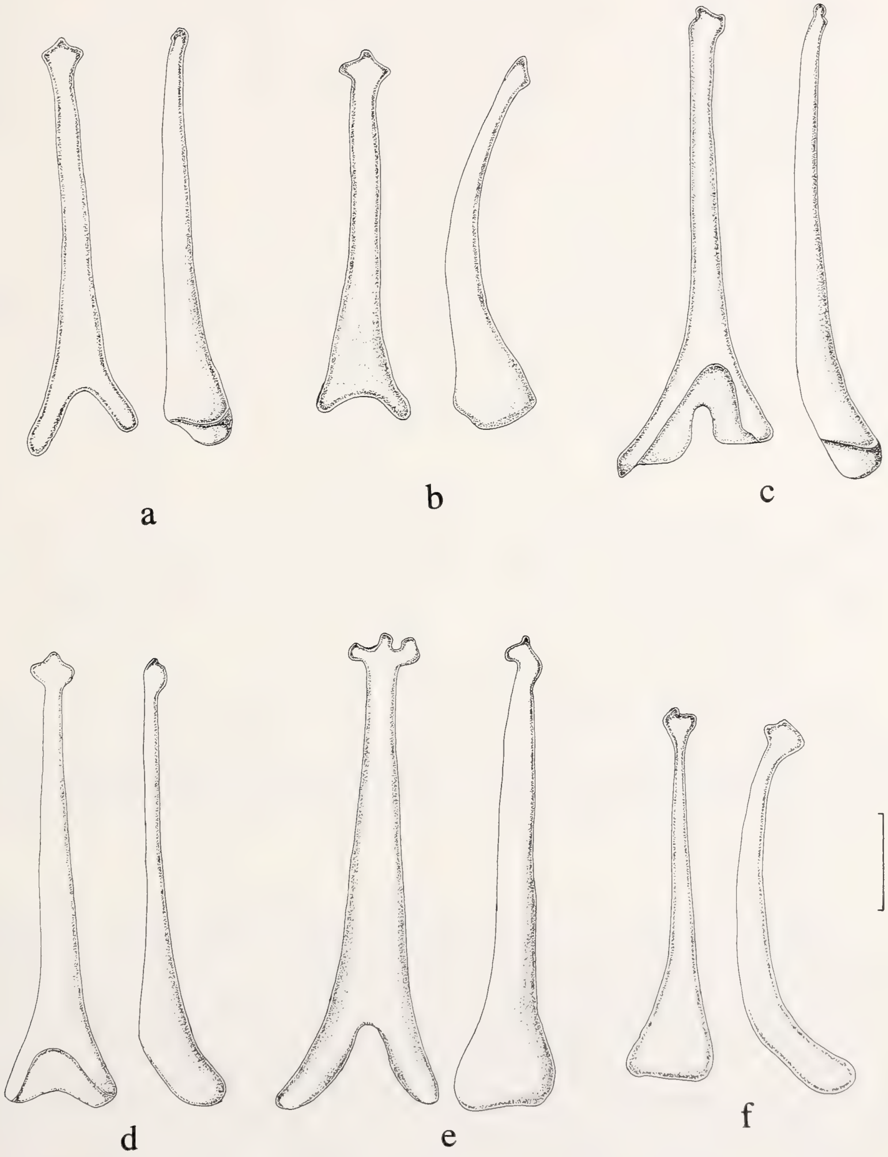


Fig. 5: Baculum (D, RL) of (a) *N. macrotis* (HZM.2.1071); (b) *N. macrotis* (HZM.6.3137); (c) *N. macrotis* (HZM.7.2634); (d) *N. macrotis* (HZM.16.2755); (e) *N. macrotis* (HZM.38.8952); (f) *N. parisii* (BM.87.78). — Scale = 1 mm.

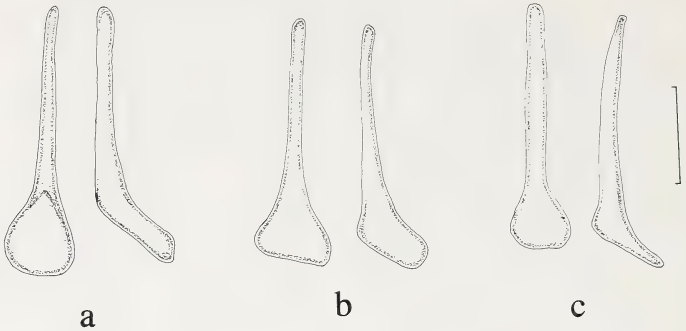


Fig. 6: Baculum (D, RL) of (a) *N. woodi* (NM.60543); (b) *N. woodi* (NM.60545); (c) *N. woodi* (NM.60547). — Scale = 1 mm.

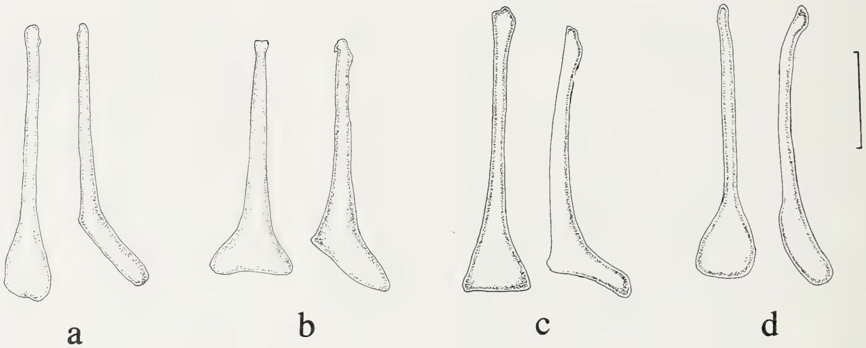


Fig. 7: Baculum (D, RL) of (a) *N. thebaica* (HZM.123.5314); (b) *N. thebaica* (HZM.125.5340); (c) *N. gambiensis* (BM.56.35); (d) *N. gambiensis* (MNHN.1984—1294). — Scale = 1 mm.

The baculum of *N. woodi* is the most simple of all the *Nycteris* studied. It clearly distinguishes this species from *N. macrotis*, the baculum of which has a trifid tip. This suggests that *N. woodi* may be less closely related to *N. macrotis* than previously thought, despite the parallel development of certain external and dental characters. *N. grandis* has a particularly distinctive baculum, with its narrow, deep base and shaft; this is not found in any of the other *Nycteris* species studied. Its ventrally hooked tip appears to support its relationship to the *hispida* group, in which a ventrally hooked tip is more or less apparent.

The baculum cannot be used to distinguish between the *arge* and *thebaica* groups. Within the *thebaica* group, the bacular morphology suggests that *N. thebaica* and *N. gambiensis* are closely related. It does not determine whether they are distinct species, the view of Rosevear (1965) or conspecific, the view of Kock (1969). Studies by Adam & Hubert (1976), Koopman et al. (1978), Koch-Weser (1984) and J. E. Hill (in litt.) indicate that two species are involved. Within the *arge* group it is interesting to note that *N. javanica* and *N. tragata*, both isolated in south-east Asia, have a bacular morphology close to that of the other members of the group which are restricted to Africa. This supports the view of Andersen (1912) and Van Cakenberghe (1987) who included *N. javanica* and *N. arge* in the same group, but is contrary to that of Aellen (1959) and Van Cakenberghe & De Vree (1993a) who considered *N. javanica* to be distinct. The presence of *N. thebaica* in Arabia and the geographical separation of *N. javanica* and *N. tragata* from the rest of the *arge* group suggests that there have been at least two major dispersals of the genus in the Old World tropics. The first, possibly during a Miocene or Pliocene pluvial phase, saw the *arge* group disperse across forests which ranged uninterrupted from Africa to east Asia. Later, as climatically drier conditions prevailed, *N. javanica* and *N. tragata* became isolated in the mature forests of south-east Asia (Lekagul & McNeely 1977) whilst the rest of the *arge* group became restricted to the forests and woodlands of central and west Africa (Rosevear 1965). Meanwhile, *N. thebaica*, a species well adapted to more xeric conditions, extended its range from north-east Africa eastwards into Israel and southern and central Arabia, (Harrison & Bates 1991). It is curious that at present no species of *Nycteris* has been found in the Indian peninsula (Corbet & Hill 1992).

Acknowledgements

Many thanks are due to Woody Cotterill at the National Museum in Zimbabwe for all his help and support. We would also like to thank Paula Jenkins at the Natural History Museum, London, and Drs. Granjon and Cuisin at the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, for the generous loan of specimens. We are also most grateful to J. E. Hill for his valuable advice.

Zusammenfassung

Die Morphologie der Penisknochen (Bacula) wurde bei 11 der 15 bekannten Arten der Fledermausgattung *Nycteris* untersucht. Für jede Art werden Bacula abgebildet und beschrieben, und mögliche Konsequenzen für die Systematik der Gruppe werden diskutiert. *Nycteris parisii* wird aufgrund dieser Befunde als verschieden von *N. woodi* betrachtet. Das Baculum von *N. woodi* unterscheidet die Art auch von anderen Mitgliedern der *macrotis* Gruppe. *Nycteris grandis* zeichnet sich durch ein besonders charakteristisches Baculum aus.

References

Anonymous (1929): Opinion 111. Suspension of rules for *Nycteris* 1795. — Smithson. misc. Collns 73 (6): 18.

Adam, F. & B. Hubert (1976): Les Nycteridae (Chiroptera) du Senegal: distribution, biometrie et dimorphisme sexuel. — Mammalia 40: 597—613.

Aellen, V. (1959): Chiroptères nouveaux d'Afrique. — Archs Sci. Genève 12: 217—235.

Andersen, K. (1912): Brief diagnoses of eight new *Petalia*, with a list of known forms of the genus. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 10: 546—550.

Andersen, K. (1914): A new *Nycteris* from N. W. Rhodesia. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 13: 563.

Bergmans, W. & P. J. H. van Bree (1986): On a collection of bats and rats from the Kangean Islands, Indonesia (Mammalia: Chiroptera and Rodentia). — Z. Säugetierk. 51: 329—344.

Corbet, G. B. & J. E. Hill (1991): A World List of Mammalian Species. — British Museum (Natural History). Oxford University Press: 243 pp.

Corbet, G. B. & J. E. Hill (1992): The mammals of the Indomalayan Region. — Nat. Hist. Mus. Pub. Oxford University Press: 488 pp.

Cuvier, G. F. & E. Geoffroy Saint Hilaire (1795): Méthode mammalogique. — Magasin encyclopédique 2: (n. v.).

Dalquest, W. W. (1965): Mammals from the Save River, Mozambique, with the descriptions of two new bats. — J. Mammal. 46: 254—264.

De Beaux, O. (1924): Mammiferi della Somalia Italiana. — Atti Soc. Ital. Sci. nat. Milano 62: 254.

Dobson, G. E. (1876): Monograph of the Asiatic Chiroptera and catalogue of the species of bats in the collection of the Indian Museum Calcutta. London: 223 pp.

Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758—1946. — Brit. Mus. (Nat. Hist.): 810 pp.

Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1955): Supplement to Chasen (1940): A handlist of Malaysian mammals, containing a generic synonymy and a complete index. — Brit. Mus. (Nat. Hist.): 66 pp.

Ellerman, J. R., T. C. S. Morrison-Scott & R. W. Hayman (1953): Southern African mammals 1758—1951: a reclassification. — Brit. Mus. (Nat. Hist.): 363 pp.

Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1813): De l'organisation et de la détermination des Nyctères une des familles de chauves-souris. — Ann. Mus. Hist. nat. Paris 20: 11—20.

Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1818): Description de L'Egypte; Histoire naturelle. Description des mammifères qui se trouvent en Egypte. — Paris 2: 99—135.

Grandidier, G. (1937): Mammifères nouveaux de la région de Diego-Suarez (Madagascar). — Bull. Mus. hist. nat. Paris (2) 9: 353.

Gray, J. E. (1831): Zoological Miscellany 1: 38.

Hall, E. R. (1981): The mammals of North America, vol. 1. New York: 600 pp.

Happold, D. C. D. & M. Happold (1990): The bats (Chiroptera) of Malawi, central Africa: checklist and keys for identification. — Nyala 14 (2): 89—112.

Harrison, D. L. (1957): Notes on African bats. 2. Some observations on the relationship between the African slit-faced bats *Nycteris hispida* Schreber and *Nycteris aurita* K. Anderson. — Durban Mus. Novit. 5: 24—26.

Harrison, D. L. & P. J. J. Bates (1991): The Mammals of Arabia. — Harrison Zoological Museum: 354 pp.

Hayman, R. W. & J. E. Hill (1971): Order Chiroptera. — In: Meester, J. &. H. W. Setzer: The mammals of Africa. An identification manual. Smithsonian Inst. Press, Washington: 1—73.

Hill, J. E. & D. L. Harrison (1987): The baculum in the Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) with a systematic review, a synopsis of *Pipistrellus* and *Eptesicus*, and the descriptions of a new genus and subgenus. — Bull. R. Mus. nat. Hist. (Zool.) 52: 225—305.

Hill, J. E. & J. D. Smith (1984): Bats. A natural history. — Brit. Mus. (Nat. Hist.) London, 243 pp.

Honacki, J. H., K. E. Kinman & J. W. Koeppl (1982): Mammal species of the world; a taxonomic and geographic reference. — Allen Press Inc; Lawrence 694 pp.

Koch-Weser, S. (1984): Fledermäuse aus Obervolta, W-Afrika (Mammalia: Chiroptera). — Senckenbergiana biol. 64: 255—311.

Kock, D. (1969): Die Fledermaus-Fauna des Sudan. — Abh. senckenb. naturforsch. Ges. 521: 1—238.

Koopman, K. F. (1975): Bats of the Sudan. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 154 (4): 355—443.

Koopman, K. F., R. E. Mumford & J. F. Heisterberg (1978): Bat records from Upper Volta, West Africa. — Am. Mus. Novit. 2643: 1—6.

Koopman, K. F. (1992): The taxonomic status of *Nycteris vinsoni* Dalquest (Chiroptera, Nycteridae). — J. Mammal. 73: 649—650.

Kulzer, E. (1962): Fledermäuse aus Tanganyika. — Z. Säugetierk. 27: 164—181.

Lekagul, B. & J. McNeely (1977): Mammals of Thailand. — Bangkok: 758 pp.

Meester, J. A. J., I. L. Rautenbach, N. J. Dippenaar & C. M. Baker (1986): Classification of southern African mammals. — Transvaal Mus. Monogr. 5: 359 pp.

Patterson, B. D. & C. S. Thaeler, Jr (1982): The mammalian baculum: hypotheses on the nature of bacular variability. — J. Mammal. 64: 1—15.

Peters, W. C. H. (1871): Eine monographische Übersicht der Chiropterengattungen *Nycteris* and *Atalapha*. — Mber. k. preuss. Akad. Wiss. Berlin: 194—209.

Rosevear, D. R. (1965): The bats of West Africa. — Brit. Mus. (Nat. Hist.): 417 pp.

Schreber, J. C. D. (1774): Die Säugetiere in Abbildungen nach der Natur, mit Beschreibungen 1: 169—188.

Thomas, O. (1903): Three new bats from the Cameroons, discovered by Mr. G. L. Bates. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 6: 308—316.

Thomas, O. (1915): The penis-bone, or "Baculum" as a guide to the classification of certain squirrels. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 15: 493—499.

Van Cakenberghe, V. (1987): Notes on the systematics of Nycteridae, an Afro-Asiatic bat family. — Lutra 30: 55.

Van Cakenberghe, V. & F. De Vree (1985): Systematics of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera). — Proc. Intern. Symp. African Vertebr., Bonn: 53—90.

Van Cakenberghe, V. & F. De Vree (1993a): The systematic status of Southeast Asian *Nycteris* (Chiroptera: Nycteridae). — Mammalia 57: 227—244.

Van Cakenberghe, V. & F. De Vree (1993b): Systematics of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera) part II. The *Nycteris hispida* group. — Bonn. zool. Beitr. 44: 299—332.

Wassif, K. & G. Madkour (1972): Structure of os penis in Egyptian bats (Microchiroptera). — Bull. zool. Soc. Egypt 24: 45—51.

Miss Nikky M. Thomas, Dr. David Harrison & Dr. Paul Bates, Harrison Zoological Museum, Bowerwood House, St. Botolphs Road, Sevenoaks, Kent. TN13 3AQ U.K.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 1	S. 33—38	Bonn, April 1994

Sozialrufe männlicher Abendsegler (*Nyctalus noctula*)

Roland Weid

Abstract. The social and mating calls of male noctule bats (*Nyctalus noctula*) emitted during the mating season in autumn are described. There are at least four types. The social call of fig. 1 has a duration of about 50 ms, constant frequency and it is used for long range communication. The calls of figs 2, 3 and 4 are emitted by the male when other bats fly near the tree hole. The call of fig. 4 is the most melodious one of all call types. The social calls of the male noctule bats are the most variable calls described from palaearctic bats.

Key words. Noctule bat, social call, mating call, communication.

Einleitung

Kommunikation mit Hilfe der Echoortungsrufe scheint unter Fledermäusen relativ weit verbreitet (z. B. Leonard & Fenton 1984; Balcombe & Fenton 1988). Die wenigen detaillierten Untersuchungen an einzelnen Arten zeigen eine enorme Vielfalt der Sozialrufe (z. B. Barclay et al. 1979 für *Myotis lucifugus*). Das gezielte Anlocken des Geschlechtspartners durch Gesang — analog z. B. dem Vogelgesang — ist hingegen anscheinend viel seltener. In den Tropen gehören hierzu so spektakuläre Arten wie *Hypsignathus monstrosus* (Bradbury 1977) und andere Flughunde (vgl. Fenton 1985). Bei den europäischen Arten sind Rufe, die mit dem Paarungsverhalten im Zusammenhang stehen, bisher erst von wenigen Arten aus den Unterfamilien Pipistrellini und Vespertilioninae bekannt bzw. untersucht. Die Zwergfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus*) stößt während ihres Fluges für den Menschen gerade noch hörbare Balzlaute aus (Lundberg & Gerell 1986); ein ganz ähnliches Verhalten zeigt die Rauhhautfledermaus (*Pipistrellus nathusii*; Lundberg 1989, Sosnotzeva 1974). Die Zweifarbfledermaus (*Vespertilio murinus*) fällt in Mitteleuropa im Oktober bis Dezember durch ihre weithin hörbaren (Balz-)laute auf, die beim Flug in großer Höhe in weiten Kreisbögen vorgetragen werden (vgl. Baagoe 1986; v. Helversen et al. 1989; Weid 1988). Die Rufe der genannten Arten bestehen nach bisherigem Kenntnisstand aus einer geringeren Anzahl von Elementen, die immer in ähnlicher Weise und wenig variabel während eines „display flight" vorgeführt werden.

Während alle oben genannten Arten ihre Rufe im Flug vortragen, rufen Abendsegler-Männchen (*Nyctalus noctula*) oft stationär. Sie besetzen während des Herbstes Baumhöhlen; jedes Tier verteidigt seine Höhle gegen andere Männchen. In Nordgriechenland konzentrieren sich die Männchen in alten höhlenreichen Bäumen wohl aus Mangel an geeigneten Baumquartieren. In Gebieten mit ausreichendem Höhlen- bzw. Baumangebot scheinen die Tiere größere Distanz zueinander zu halten (vgl. Gebhard 1988, Kronwitter 1988, Sluiter & van Heerdt 1966, Stutz & Haffner 1986). Durch verschiedene „Gesänge" bzw. Rufe werden vermutlich die Weibchen, die im Herbst ins Balzgebiet zuwandern (vgl. Strelkov 1969), in das Höhlenquartier geleitet.

Von den Lautäußerungen des Abendseglers sind bisher die Ortungsrufe (u. a. Ahlen 1981; Weid & Helversen 1987), ein sowohl von Männchen als auch Weibchen geäußerter konstant-frequenter Sozialruf (vgl. Abb. 1, s. u.; v. Helversen 1989; Lundberg 1989; Zingg 1988) und ein weiterer Sozialruf (vgl. Abb. 2, s. u.; vgl. Ahlen 1981) beschrieben.

Im folgenden werden verschiedene Sozialrufe von Abendsegler-Männchen vorgestellt, die in den Balzquartieren häufig zu hören sind.

Material und Methode

Die Aufnahmen der rufenden Abendsegler-Männchen stammen von Balzquartieren aus Nordostgriechenland (Stavros, Nomos Thessaloniki) und wurden Mitte August 1985 und im August/September 1987 von den aus den Höhlen rufenden Tieren aufgenommen. Die Männchen waren durch verschiedenfarbige Ringe gekennzeichnet und unter günstigen Beobachtungsbedingungen auch am Höhleneingang individuell erkennbar.

Die Aufnahmen entstanden mit Hilfe eines Brüel & Kjaer-Schalldruckmeßgerätes 2209 (1/4" Mikrophon 4135); aufgezeichnet wurden die Rufe auf einen speziell umgebauten Videorekorder (Panasonic-NV-100). Die Auswertung erfolgte mit Hilfe eines Sonagrafen (Mosip-FFT-Prozessor, Medav-Erlangen; für eine ausführliche Darstellung vgl. Weid & Helversen 1987).

Ergebnisse

Die Sozial-Rufe der Abendsegler-Männchen sind erstaunlich vielgestaltig (vgl. Abb. 1—4). Es lassen sich mindestens vier verschiedene Ruftypen unterscheiden:

1) Gut hörbar für das menschliche Ohr sind die ca. 50—60 ms langen, fast konstantfrequenten Rufe, die hauptsächlich zwischen 12 und 15 kHz (Abb. 1; Anzahl ausgewerteter Rufe: 30) liegen (vgl. auch Zingg 1988, Lundberg 1989 und v. Helversen 1989). Diese Rufe sind nur dann zu hören, wenn kaum Flugaktivität an den Höhlenbäumen ist. Sie werden als Antwort auf in der Ferne zu hörende Abendsegler (Ortungsrufe, Balzrufe) ausgestoßen, wurden von Gerhard (mdl. Mittlg.) als „Hallo-

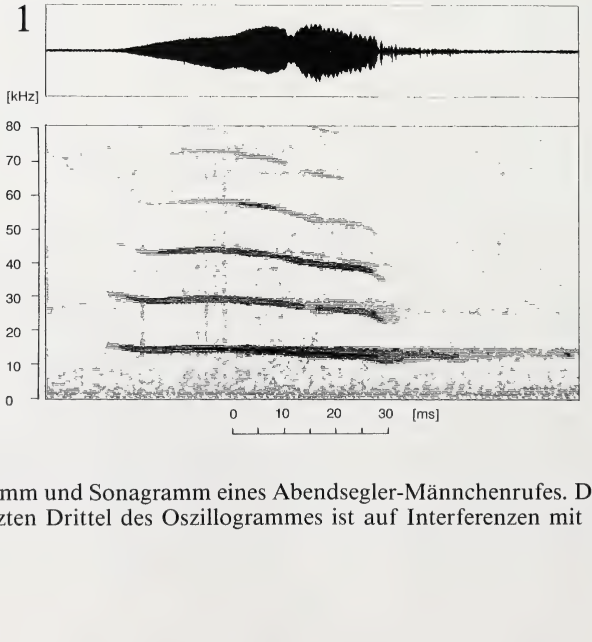


Abb. 1: Oszillogramm und Sonagramm eines Abendsegler-Männchenrufes. Die unregelmäßige Amplitude im letzten Drittel des Oszillogrammes ist auf Interferenzen mit Echos zurückzuführen.

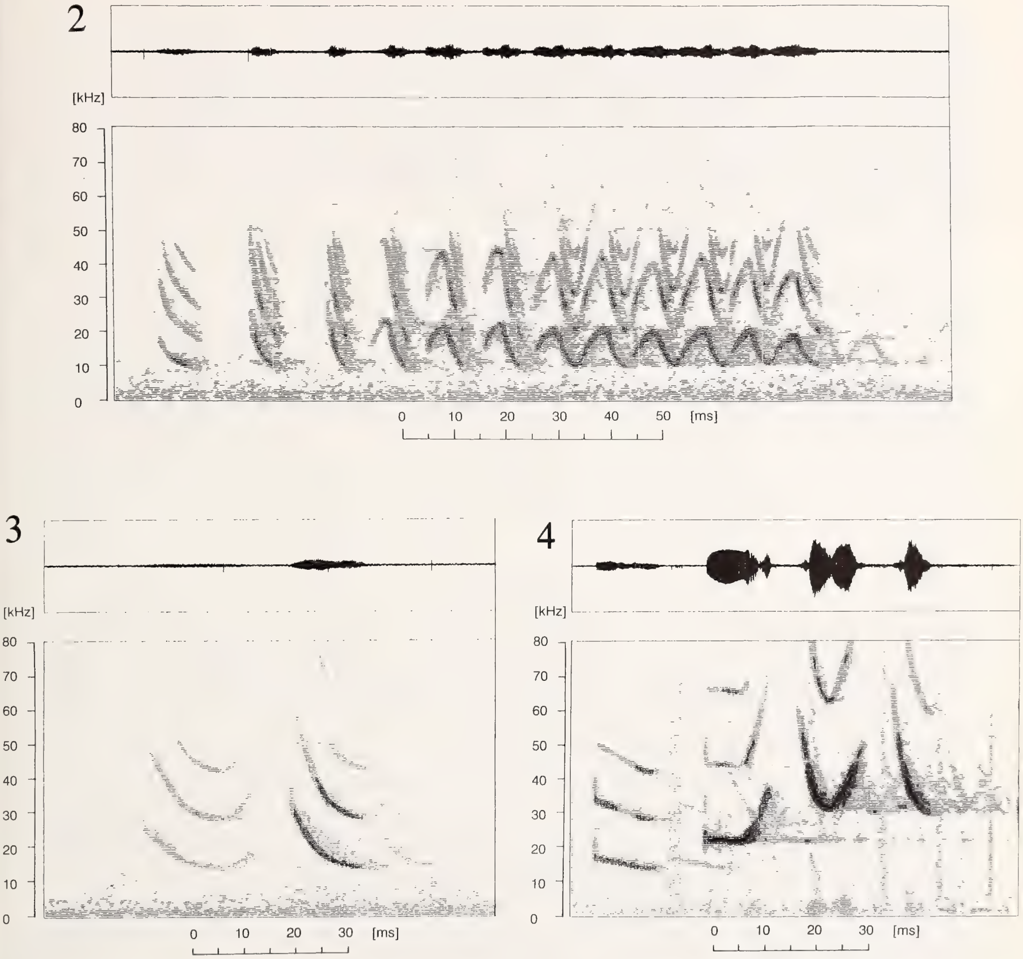


Abb. 2—4: Oszillogramme und zugehörige Sonagramme verschiedener Sozialrufe männlicher Abendsegler aus Griechenland.

Rufe" bezeichnet und werden von Männchen und Weibchen nicht nur bei der Balz ausgestoßen.

2) Gut hörbar ist auch der in Abb. 2 dargestellte Ruftyp. Die Ruflänge liegt zwischen 80 und 160 Millisekunden, die tiefste Frequenz zwischen 9 und 10 kHz und die höchsten zwischen 20 und 22 kHz (Anzahl ausgewerteter Rufe: 5). Diese Rufe werden ausgestoßen, wenn in der Nähe der Höhle andere Abendsegler herumfliegen, aber auch beim Aufeinandertreffen mehrerer Abendsegler in der Luft (vgl. Ahlen 1981); diese Rufe konnten mehrmals von sich einander verfolgenden Männchen, die mit Reflexfolie markiert waren, gehört werden.

3) Die tiefste Frequenz des in Abb. 3 dargestellten Ruftyps reicht bis etwa 14 Kilohertz herunter, die höchsten Anteile liegen über 40 Kilohertz. Sie sind mit 15 bis 25 Millisekunden auch deutlich kürzer und stärker frequenzmoduliert als die bisher beschriebenen Rufe (Anzahl ausgewerteter Rufe: 10). In der Abbildung sind nur zwei Einzelelemente dargestellt; diese können zu mehreren — mit leicht verändertem Frequenz-Zeitverlauf — aneinandergereiht werden. Diese Rufe werden von Männchen ausgestoßen, wenn andere Abendsegler die Höhlen direkt anfliegen; sie zeigen vermutlich einen starken Erregungszustand an.

4) Den „melodiösesten" Teil der Männchen-Rufe stellt zweifelsohne der Ruftyp der Abb. 4 dar (Anzahl ausgewerteter Rufe: 30). Der größte Anteil liegt im Ultraschallbereich, vor allem, wenn das Anfangselement (um ca. 15 Kilohertz) nicht stark ausgeprägt ist. Die Ruflänge beträgt zwischen 40 und 70 Millisekunden, je nachdem aus wie vielen Einzelelementen (mindestens drei) der Ruf besteht. Immer vorhanden scheinen das „V-förmige-" und das stark frequenzmodulierte Element am Ende zu sein. Dieser Ruftyp wird von den Männchen am häufigsten ausgestoßen und tritt meist in Kombination mit einem der vorgenannten Ruftypen der Abb. 2 und 3 auf.

Diskussion

Anders als bei den genannten europäischen Arten locken Abendsegler-Männchen andere, vor allem weibliche Tiere durch Rufen aus ihrer Baumhöhle an. Die Sozial- und Balzrufe des Abendseglers sind vielfältig; sie werden vermutlich für verschiedene Aufgaben eingesetzt.

Für die Kommunikation auf größere Entfernung ist ein weitreichender Ruf notwendig, wie er in idealer Weise vom beinahe konstantfrequenten Ruf der Abb. 1 repräsentiert wird. Dieser Ruftyp ist deutlich lauter (unpubl. Messungen) als die sonstigen Sozialrufe, ist am tiefstfrequenten von allen Sozialrufen, was eine besonders geringe atmosphärische Dämpfung bedeutet (Lawrence & Simmons 1982) und fast konstantfrequent. Nach Angaben von v. Helversen (1989), Gebhard (mdl.) und eigenen Beobachtungen dienen diese Rufe als Kontaktruf zwischen den Höhlentieren und (entfernt) fliegenden Abendseglern („Hallo-Rufe" nach J. Gebhard), offensichtlich unabhängig davon, ob es sich beim rufenden Tier sowie herumfliegenden Tier um Männchen oder Weibchen handelt (vgl. v. Helversen 1989, Zingg 1988).

Die Rufe der Abb. 2, 3 und 4 werden vom in der Höhle sitzenden Männchen zum Anlocken von Weibchen oder zum Abhalten von Männchen eingesetzt, wenn im Umfeld der Höhle Abendsegler umherfliegen. Dem Ruf der Abb. 4 kommt hierbei möglicherweise eine besonders bedeutsame Rolle zu.

Die Sozialrufe der Abendsegler-Männchen sind somit wesentlich variabler, als es bisher von paläarktischen Fledermäusen bekannt war.

Danksagung

Für Anmerkungen und Korrekturvorschläge möchte ich mich ganz herzlich bei Jürgen Gebhard, Dr. Klaus-Gerhard Heller, Prof. Otto v. Helversen, Angelika Meschede und Jens Sachteleben bedanken; Unterstützung bei den Geländeaufnahmen erhielt ich von Alfred Benk.

Zusammenfassung

Es werden die Rufe von Abendsegler-Männchen (*Nyctalus noctula*), die während der Balzzeit im Herbst zu hören sind, vorgestellt. Es lassen sich mindestens vier verschiedene Ruftypen unterscheiden. Der 50—60 ms lange, fast konstantfrequente Sozialruf (vgl. Abb. 1) wird vor allem zur Kommunikation auf größere Distanz verwendet („Hallo-Ruf"). Die Rufe der Abb. 2, 3 und 4 werden ausgestoßen, wenn Abendsegler um das Höhlenquartier des Männchens herumfliegen. Der Ruf der Abb. 4 ist von den vier vorgestellten Rufen der melodiöseste. Die Rufe des Abendsegler-Männchens gehören zu den variabelsten unter den paläarktischen Fledermäusen.

Literatur

Ahlen, I. (1981): Identification of Scandinavian bats by their sounds. — Sw. Univ. Agr. Sci: 1—56; Uppsala.

Baagoe, H. J. (1986): Summer occurrence of *Vespertilio murinus* Linné — 1758 and *Eptesicus serotinus* (Schreber — 1780) (Chiroptera, Mammalia) on Zealand, Denmark, based on records of roosts and registration with bat detectors. — Ann. naturh. Mus. Wien 88/89, B: 281—291.

Balcombe, J. P. & M. B. Fenton (1988): Eavesdropping by bats: the influence of echolocation call design and foraging strategy. — Ecology 79: 158—166.

Barclay, R. M. R., M. B. Fenton & D. W. Thomas (1979): Social behavior of the little brown bat, *Myotis lucifugus*. II. Vocal communication. — Behav. Ecol. Sociobiol. 6: 137—146.

Bradbury, J. W. (1977): Lek Mating Behavior in the Hammer-Headed Bat. — Z. Tierpsychol. 45: 225—255.

Fenton, B. (1985): Communication in the Chiroptera. — Indiana University Press.

Gebhard, J. (1988): Die Forschungsstation „Hofmatt" — Ein künstliches Fledermausquartier mit zahmen, in Gefangenschaft geborenen, freifliegenden und wilden, zugeflogenen Abendseglern (*Nyctalus noctula*). — Myotis 26: 5—22.

Helversen, O. v. (1989): Sozialrufe eines Abendsegler-Weibchens (*Nyctalus noctula*). — Myotis 27: 23—26.

Helversen, O. v., M. Esche, F. Kretzschmar & M. Boschert (1987): Die Fledermäuse Südbadens. Mitt. bad. Landesver. — Naturkunde u. Naturschutz N. F. 14/2: 409—475.

Kronwitter, F. (1988): Population structure, habitat use and activity pattern of the noctule bat, *Nyctalus noctula* Schreb., 1774 (Chiroptera: Vespertilionidae) revealed by radiotracking. — Myotis 26: 23—85.

Lawrence, B. D. & J. A. Simmons (1982): Measurements of atmospheric attenuation at ultrasonic frequencies and the significance for echolocation by bats. — J. Acoust. Soc. Am. 71/3: 585—590.

Leonard, M. L. & M. B. Fenton (1984): Echolocation calls of *Euderma maculatum* (Vespertilionidae): use in orientation and communication. — J. Mammal. 65/1: 122—126.

Lundberg, K. (1989): Social organization and survival of the pipistrelle bat (*Pipistrellus pipistrellus*), and a comparison of advertisement behaviour in three polygynous bat species. — Dissertation Lund University, Sweden.

Lundberg, K. & R. Gerell (1986): Territorial advertisement and mate attraction in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. — Ethology 71: 51—66.

Sluiter, J. W. & P. F. van Heerdt (1966): Seasonal habits of the noctule bat (*Nyctalus noctula*). — Archs neerl. Zool. 16/4: 423—439.

Sosnovtzeva, V. A. (1974): Ecological differences between *Pipistrellus pipistrellus* and *Pipistrellus nathusii* in their cohabition area. — In: Conference Materials on the bats: 98—100. Leningrad (Russ.).

Strelkov, P. (1969): Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet-Union. — Acta Zool. Cracoviensia 14: 393—439.

Stutz, H. P. & M. Haffner (1986): The reproductive status of *Nyctalus noctula* in Switzerland. — Myotis 23—24: 131—136.

Weid, R. (1988): The distribution of *Vespertilio murinus* in Greece and some observations on its display behaviour. — Myotis 26: 117—128.

Weid, R. & O. v. Helversen (1987): Ortungsrufe europäischer Fledermäuse beim Jagdflug im Freiland. — Myotis 25: 5—27.

Zingg, P. E. (1988): Eine auffällige Lautäußerung des Abendseglers, *Nyctalus noctula* (Schreber) zur Paarungszeit (Mammalia: Chiroptera). — Revue suisse Zool. 95/4: 1057—1062.

Roland Weid, II. Zoologisches Institut, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg, Staudtstr. 5, D-91058 Erlangen. (Privatanschrift: Attachinger Weg 33, D-85356 Freising).

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 1	S. 39—48	Bonn, April 1994

Geographic variation in the spring diet of *Falco tinnunculus* L. on the islands of Fuerteventura and El Hierro (Canary Islands)[1]

J. Carrillo, E. C. Hernández, M. Nogales, G. Delgado,
R. García & T. Ramos

Abstract. A study of the diet of the Eurasian kestrel (*Falco tinnunculus*) in semi-desert habitats of Fuerteventura, F, (one of the eastern islands in the Canarian archipelago close to the African coast) is compared with that of the kestrel's diet in humid habitats, which offer great variety in terms of plant life, on El Hierro, H, (the most western of the Canary Islands and the most distant from the African continent). A total of 667 pellets were analyzed from which 9,725 prey specimens were identified (4,820 F; 4,905 H). The kestrel's diet is based on Muridae (32.0 % of biomass F, 33.1 % H), Acrididae (12.7 % F, 14.7 % H) and Lacertidae (12.0 % F, 13.8 % H). Insects were taken most often, particularly Formicidae, Scarabaeidae and Acrididae (F); Scarabaeidae, Acrididae and Tenebrionidae (H). The kestrel's diet was qualitatively very similar on both islands. On El Hierro a certain selective preference for medium to large insects is apparent in contrast to the fact that on Fuerteventura no such preference is shown with insects of a wide range of sizes being caught.

Key words. Aves, Falconidae, *Falco tinnunculus*, diet, El Hierro, Fuerteventura, Canary Islands.

Introduction

The Eurasian kestrel (*Falco tinnunculus*) is widely distributed in the Canary Islands and occupies all types of habitats, with the exception of laurel forests and mountainous areas at altitudes higher than 2,500 m.

Studies of the diet of this species in the Macaronesian archipelagos (the Azores, the Canary Islands, the Salvages, Madeira and the Cape Verde Islands) are practically non-existent. In the Canary Islands, leaving aside the wide-ranging and painstaking observations of those ornithologists who visited the islands in the past (Godman 1872, Koenig 1890, Lack & Southern 1949, Bannerman 1963, among others), the only noteworthy study is the analysis of 52 stomachs carried out by Polatzek (1908). A more recent study (Carrillo et al. 1986) examined the diet of the Eurasian kestrel on the island of El Hierro during the second part of the winter and the early part of spring.

---

[1]) Presented at the Congress "Evolution and Conservation in the North Atlantic Islands" (Manchester, England, September 1990).

We report an analysis of the trophic differences in the diet of the Eurasian kestrel on two islands, Fuerteventura and El Hierro, which are heterogeneous in physiography and ecology. Such a study at the southern part of the Western Palaearctic allows for the confirmation of the findings of Valverde (1967), Village (1990) and Aparicio (1990) with regard to latitudinal variation in the capture of prey taxa.

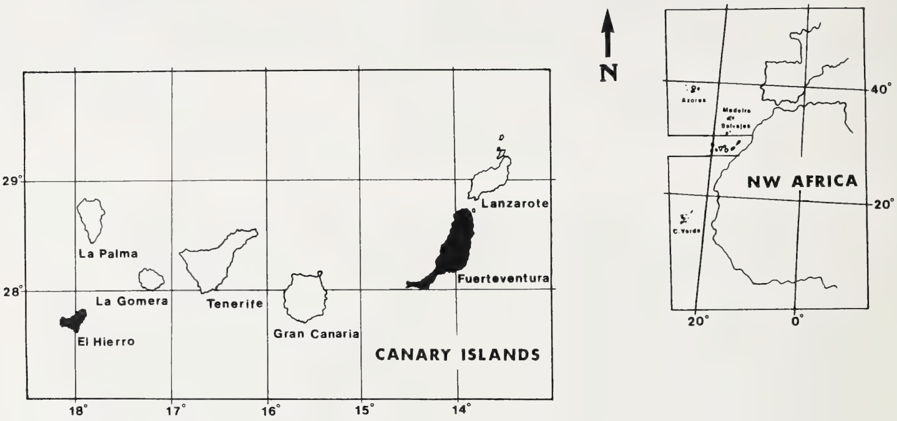


Fig. 1: Geographical location of the Canary Islands. Black areas: the islands covered by the study.

Study area, materials and methods

The study was conducted in semi-desert areas on Fuerteventura (1662 km²), an island in the eastern region of the Canarian archipelago near the African coast, and in more typically oceanic landscapes on El Hierro (287 km²), which is in the westernmost sector of the Canaries (Fig. 1).

The habitats on Fuerteventura, on which the average annual temperature is 21 ° C and the average annual rainfall under 250 mm, are relatively homogeneous and are characterized by large stony plains, punctuated by gently sloping mountains and gorges. The vegetation on these plains is sparse and scrubby, being composed mainly of *Launaea arborescens*, *Salsola vermiculata*, *Chenoleoides tomentosa* and *Lycium intricatum*.

In marked contrast to Fuerteventura, two of the three habitats under consideration on El Hierro (average annual temperature of 18 ° C and average annual rainfall of 350 mm) exhibit steeper inclines and much denser vegetation with a wider range of species. The study area in the north (in the environs of Frontera) shows a transition from basal floor to forest and is characterized primarily by the presence of small shrubs such as *Hypericum canariense*, *Rumex lunaria*, *Cistus monspeliensis* and *Erica arborea* alongside some crops — mainly vines — and fruit trees. The other area in the south (Los Jables — El Pinar) is in the centre of an ancient pine forest of *Pinus canariensis* which was subject to heavy logging in the past and which now has only scattered pines. Other plants that are characteristic of the landscape are *Euphorbia obtusifolia*, *Rubia fruticosa*, *Echium aculeatum* and *Artemisia thuscula*. The third area (El Tamaduste) is a coastal 'malpais' made up of lava from recent eruptions with sparse, scrubby vegetation such as *Schizogyne sericea* and *Limonium pectinatum*.

A total of 667 complete pellets and a large number of fragments collected from perches during the spring months of the years 1984 to 1988 were analyzed. Those from Fuerteventura (304) were collected in Vallebrón (16 April 1984), Barranco de Los Molinos (17 February 1985), Cuchillete de Buenavista (4 April 1987), Tiscamanita (6 May 1988) and Aceitunal (12 May 1988). On El Hierro (363), collections were undertaken in Los Jables (16 May 1986), the area around Frontera (27 and 29 May 1986) and El Tamaduste (29 May 1986).

Crichton's (1977) method was used in the analysis of the pellets, with the added element of placing the pellets in a container of water beforehand to aid separation.

Problematic prey was identified by comparison with the collection of the Department of Animal Biology (Zoology) of the University of La Laguna. An average representative weight was used in the calculation of the biomass of known prey species. When biomass was not known the approximate weight of a taxonomically comparable species of a similar size was used (Mañez 1983). Extremely small unidentified invertebrates were not included in the calculations. Vertebrates with a mass >40 g were assigned a biomass of 40.8 g in accordance with the quantity estimated as the maximum daily amount ingested by *F. tinnunculus* (Yalden & Yalden 1985).

The Shannon-Weaver index was used in the calculation of trophic diversity (Margalef 1977). In comparing the diets of the kestrels on both islands, the Sørensen Similarity Coefficient was used (Southwood 1978). Differences in prey mass were calculated by means of the Kolmogorov-Smirnov test (Siegel 1983). Both formulas were applied only to order and/or family levels, depending on the degree of difficulty experienced in the identification of the remains.

The prey size histogram used a logarithmic distribution of the weights of prey in their natural habitats (Schoener 1969) and the exponential function $y = 200 \cdot 3.5^x$ employed by Real (1987), modified in accordance with the size categories occurring in this study.

Results

Composition and variation in diet

On El Hierro, 4905 prey items were identified of which 56.1 % were Coleoptera and 31.6 % Orthoptera (Table 1). Scarabaeidae, Acrididae and Tenebrionidae, insects all of which were plentiful on El Hierro during the study period (Nogales 1990), were caught most frequently. However, rodents, despite not being the most frequently taken prey, represented the largest proportion of the consumed biomass at 33.1 %, with *Mus* sp. being the most important (Fig. 2). By biomass, Orthoptera (21.1 %) and Squamata (17.7 %), particularly the lizard *Gallotia galloti*, constituted the other two particularly significant orders.

On Fuerteventura, of the 4820 prey items identified, 40.8 % were Coleoptera, 25.9 % Hymenoptera and 22.9 % Orthoptera. Formicidae, Scarabaeidae, Acrididae and Curculionidae were most commonly consumed. The appearance of 8 Gastropoda, a very unusual prey for the kestrel in the Macaronesian archipelagos and one which has been quoted on one occasion by Ogilvie-Grant on Madeira (in Bannerman & Bannerman 1965), was a curious feature of the study. Mammals provided nearly half the biomass, with Muridae (32.0 %) as the most significant group. Squamata (15.0 %) and Orthoptera (14.8 %) were also important groups in terms of biomass. Birds (Passeriformes) made up nearly twice the biomass on Fuerteventura as on El Hierro.

Vegetable remains and seeds were also present in pellets (12.9 % on El Hierro and 46.09 % on Fuerteventura). Small stones were also found.

Similarity in diet and size of prey

Trophic diversity was not as great on El Hierro (H = 1.16) as on Fuerteventura (H = 1.46), although qualitatively the diet was very similar on both islands. At the level

Table 1: Significant items of prey in the diet of *Falco tinnunculus* on Fuerteventura and El Hierro islands. % N: percentage of number of prey items; % B: percentage of biomass; *: < 0.1 %

Prey	El Hierro		Fuerteventura	
	% N	% B	% N	% B
Gastropoda	—	—	0.1	*
Araneae	0.2	*	0.3	*
Insecta	95.1	40.0	91.9	25.3
Odonata	0.2	0.1	0.8	0.2
Lepidoptera	0.8	3.2	0.5	1.6
Heteroptera	0.5	*	0.9	0.1
Orthoptera	31.6	21.1	22.9	14.8
Acrididae	24.4	14.7	20.1	12.7
Tettigoniidae	1.4	1.8	2.7	2.0
Gryllidae	5.8	4.6	0.1	0.1
Coleoptera	56.1	14.4	40.8	7.6
Curculionidae	4.9	0.7	11.7	2.6
Tenebrionidae	16.0	9.1	5.4	0.7
Scarabaeidae	32.1	3.8	21.6	2.5
other Coleoptera	3.1	0.8	2.1	1.8
Hymenoptera	5.0	0.8	25.9	1.0
Formicidae	0.4	*	21.8	0.6
other Hymenoptera	4.6	0.8	4.1	0.4
Dermaptera	0.9	0.4	0.1	*
Invertebrata	95.3	40.0	92.3	25.3
Reptilia	2.1	17.7	4.5	15.0
Lacertidae	1.5	13.8	4.0	12.0
Gekkonidae	0.1	0.5	0.4	3.0
Scincidae	0.4	2.7	—	—
other Reptilia	0.1	0.7	—	—
Aves (Passeriformes)	0.4	6.8	0.7	11.2
Mammalia	2.2	35.5	2.5	48.6
Muridae	2.1	33.1	2.0	32.0
Sciuridae	—	—	0.1	4.9
Soricidae	—	—	0.1	0.9
Leporidae	0.1	2.4	0.3	10.8
Vertebrata	4.7	60.0	7.7	74.7
Total Prey Items	4 905		4 820	

of order or family, 37 prey taxa occurred on Fuerteventura and 27 on El Hierro, with 22 of these being common to both islands. This implies a similarity of 0.69 (69 %).

Trophic spectrum, which was somewhat wider on Fuerteventura, was characterized by a large variety of species (particularly insects) ranging in size from 0.01 g (some Curculionidae, Chrysididae or Chrysomelidae) to the previously mentioned 40.8 g assigned to *Oryctolagus cuniculus*, *Rattus* sp. and *Atlantoxerus getulus*.

On El Hierro, the prey group the kestrel took most often (46 %) was medium to large insects (0.38—1.33 g), such as Tenebrionidae and Acrididae (Fig. 3). In contrast, on Fuerteventura, size as a factor in selection from among the arthropods was not apparent. On both islands large prey (heavier than 1.33 g) — most often vertebrates — were not frequently caught.

The differences between the two islands in terms of prey size are clearly significant (D = 0.275; p = 0.03).

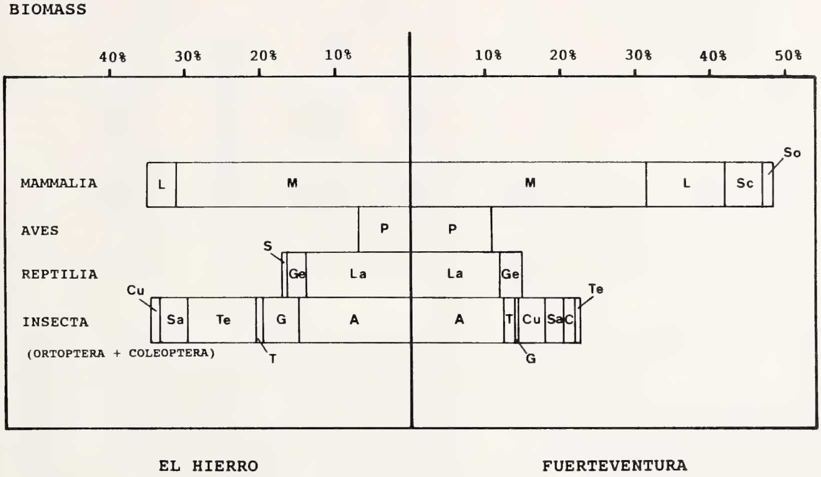


Fig. 2: Proportions of the different items of prey by percent biomass in the spring diet of the kestrel on the islands of El Hierro and Fuerteventura. L: Leporidae, M: Muridae, Sc: Sciuridae, So: Soricidae, P: Passeriformes, S: Scincidae, Ge: Gekkonidae, La: Lacertidae, T: Tettigoniidae, G: Gryllidae, A: Acrididae, Cu: Curculionidae, Sa: Scarabaeidae, Te: Tenebrionidae and C: Carabidae.

Discussion

As in other zones of the Palaearctic, the diet of the Eurasian kestrel in our study area was made up primarily of small terrestrial prey (Géroudet 1978). In general, the kestrel is a predator with a marked preference for small mammals (Cramp & Simmons 1980) with observable latitudinal differences occurring among the species caught. In the greater part of the north and centre of the Palaearctic the Microtinae form the basis of the diet, while a more pronounced tendency to prey on Murinae occurs in more southern regions (Aparicio 1990). This latitudinal variation was confirmed by studies of the south of the Iberian Peninsula (Valverde 1967, Fernández-Alonso 1985) (Table 2). In the Canary Islands, the Muridae make up the basis of the kestrel's diet, which provides further corroboration for the above finding when the absence of Microtinae is taken into account. Our results contrast with those of Polatzek (1908) in this regard. He found no rodent remains in the 52 kestrel stomachs he examined. A similar contrast occurs with Volsøe's (1951) results, in which rats and mice occurred as only secondary prey. Apart from the Muridae, we found qualitative and quantitative differences among the mammals captured on the two islands. Such differences may be attributable not only to a greater variety of these vertebrates on

Table 2: Diet of the Eurasian kestrel in different regions and seasons of the Western Palaearctic. S: Summer; W: Winter; A: Whole year; AU: Autumm; SP: Spring; U: Unknown; INS: Insecta; ORT: Orthoptera; COL: Coleoptera; INV: Invertebrata; REP: Reptilia; AVE: Aves; MAM: Mammalia; MIC: Microtinae; MUR: Murinae; VER: Vertebrata.

Country	Latitude	No of items	INS	ORT	COL	INV	REP	AVE	MAM	MIC	MUR	VER	Source
Norway (U)	64	?	20.87	?	?	20.87	4.67	3.43	70.72	22.43	—	79.13	Hagen 1952 in Glutz et al. 1971
W Finland (S)	63	2613	25.30	?	?	25.30	0.50	9.10	64.90	?	?	74.80	Itämies & Korpimäki 1987
Denmark (?)	56	60 stomach (136 prey)	22.79	?	?	23.53	2.94	5.15	68.38	?	64.71	76.47	Ferdinand 1923 in Glutz et al. 1971
Cumbria, England (North) (A)	54	1718	86.55	11.00	30.33	86.55	0.70	0.58	12.17	7.51	0.58	13.45	Yalden & Warburton 1979
N Germany (U)	54—53	516 stomach (803 prey)	15.57	7.22	4.11	15.69	1.25	2.49	80.57	?	?	84.31	Rörig 1905—1907 in Glutz et al. 1971
Sussex, England (A)	51	859	41.09	4.66	31.90	41.09	2.91	16.88	39.12	23.05	4.77	58.91	Shrubb 1982
Normandie, France (W)	50	703	39.97	22.76	17.21	39.97	0.28	0.43	59.32	50.36	0.85	60.03	Thiollay 1963
Paris, France (AU)	49	353	17.28	1.98	7.37	17.28	—	1.98	80.74	69.97	1.98	82.72	Thiollay 1963
S Germany (U)	49—48	65 stomach (104 prey)	10.58	5.77	4.81	10.58	10.58	0.96	77.88	71.15	2.88	89.42	Parrot & Leisewitz, 1905 in Glutz et al. 1971
Vendée, France (S)	47	984	20.33	1.22	19.11	20.33	—	0.61	79.07	77.64	0.41	79.67	Thiollay 1968
Switzerland (U)	47—46	?	76.30	?	?	76.30	?	0.40	23.30	?	?	23.70	Madon in Géroudet 1978
Camargue, France (S)	43	5869	86.52	71.46	14.79	86.52	1.06	1.36	10.72	7.09		13.48	Thiollay 1968
Cuenca C, Spain (A)	40	12623	90.66	57.31	10.31	95.81	1.52	0.46	2.23	0.93	0.32	4.21	Aparicio 1990
Sicily, Italy (U)	38—37	1942	?	?	?	74.42	3.81	0.32	21.44	?	?	25.57	Massa 1981
P. N. Doñana S, Spain (SP)	37	609	44.50	12.81	29.39	46.14	23.32	8.19	22.32	—	16.58	53.83	Fernández-Alonso 1985
Fuerteventura, Canary Isl. (SP)	28	4820	91.90	22.90	40.80	92.30	4.50	0.70	2.50	—	2.00	7.70	Present study
El Hierro, Canary Islands (W)	27	3286	96.86	34.80	54.93	98.44	0.21	0.06	1.00	—	1.00	1.27	Carrillo et al. 1986
El Hierro, Canary Islands (SP)	27	4905	95.10	31.60	56.10	95.30	2.10	0.40	2.20	—	2.10	4.70	Present study

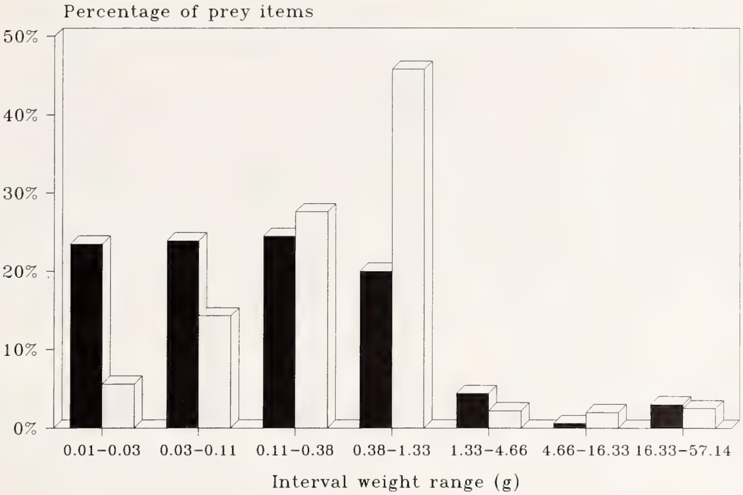


Fig. 3: Variability of size of prey items consumed on El Hierro (grey columns) and Fuerteventura (black columns) according to the frequency of prey caught, related to category of weight assigned. The most important taxa for the different weight range are: 0.01—0.03 (H: Hymenoptera 88.41 %, F: Formicidae 92.05 %); 0.03—0.11 (H: Scarabaeidae 71.61 %, F: Scarabaeidae 65.79 %); 0.11—0.38 (H: Scarabaeidae 79.14 %, F: Curculionidae 38.60 %, Hymenoptera 15.95 %, Acrididae 15.61 %); 0.38—1.33 (H: Acrididae 53.16 %, Tenebrionidae 33.97 %, F: Acrididae 81.78 %, Tettigoniidae 13.66 %); 1.33—4.66 (H: Tettigoniidae 61.82 %, F: Lacertidae 92.45 %); 4.66—16.33 (H: Lacertidae 74.23 %, F: Gekkonidae 75.86 %); 16.33—57.14 (H: Muridae 80.49 %, F: Muridae 64.38 %)

Fuerteventura (Soricidae and Sciuridae are not found on El Hierro), but because the kestrels were at different stages of the reproductive cycle on the two islands.

Although Lacertidae, *Gallotia galloti* in El Hierro and *G. atlantica* on Fuerteventura, are rarely caught, their biomass is substantial for both islands, though not to the extent that it could be considered as a principal food (Koenig 1890, Volsøe 1951 for El Hierro, Bannerman 1963). The proportion of reptiles to the total number of prey was low, as was the case in almost all areas of the Palaearctic Region, with only small differences occurring between the southern and northern parts of the region (Aparicio 1990). Nevertheless, within the vertebrates, the percentages of lizards (52.8 on Fuerteventura, 32.7 on El Hierro) are high, confirming Village's (1990) thesis that an increase occurs at southern latitudes in the Palaearctic.

The frequency of invertebrates in the diet is high on both islands, overtaking the percentages of Coleoptera and Orthoptera, as is generally the case in areas with climates influenced by the Atlantic (Thiollay 1968, Yalden & Warburton 1979, Shrubb 1982, Carillo et al. 1986). The small differences in the kestrel's diet can also be seen as due to the characteristics of the environment. The rugged landscape of El Hierro, its denser vegetation and the existence of large areas of pasture contrast with the characteristics of Fuerteventura where all these factors are less pronounced.

These differences lead to the existence of an entomofauna which varies in terms of heterogeneity (Oromí 1982), which is reflected in the diet of the kestrel. The development of an extremely useful strategy in trophic terms based on the full exploitation of seasonal resources (Davis 1975, Korpimäki 1985). For example kestrel preys upon *Camponotus* spp. (40.3 % of the Formicidae) and on ephemeral *Pachydema* spp. (83.6 % of the Scarabaeidae) both of which swarm or have irruptive populations (Nogales 1990). The ingestion of *Creophillus maxillosus*, a Staphilinidae predator on necrophagous insect larvae (Stanek 1970) suggests that the kestrel makes good use of cadavers to capture the adults and larvae of these arthropods. This phenomenon has been observed on the island of Tenerife (pers. obs.) where fly larvae were found in the stomach of a kestrel that had been hit by a car and had previously been observed feeding on a dead cat.

Both in winter (Carrillo et al. 1986) and in spring, the prey groups the kestrel take most frequently on El Hierro are the Scarabaeidae, Acrididae and Tenebrionidae.

The diet of the kestrel of the Canary Islands has a higher proportion of insects than other more northern populations (e. g. Aparicio 1990, Village 1990), thus confirming the negative correlation between this percentage and latitude (Aparicio 1990). This is logical when the entomological richness of warm regions is taken into account (Zahradnik 1990), a richness which leads the predator to opt for these invertebrates if the time taken in hunting the prey can be reduced. This in turn would lead to a greater use being made of these prey species in these southern latitudes than further north (Veiga 1982), that is, daily biomass is less dependent on chance than on the capture of larger but scarcer prey (Aparicio 1990).

Acknowledgements

Vicente Quilis and Mercedes Abdola helped in collecting pellets on Fuerteventura. The identification of some Hymenoptera was carried out by Gloria Ortega. Pedro Oromí made various interesting entomological comments at the same time as identifying some Coleoptera. Jacinto Barquín advised us on the analysis of the results. We wish to express our gratitude to Luis María Carrascal, Pablo Veiga and José Miguel Aparicio for their comments on an earlier draft of the manuscript. Paul Cavanagh and an anonymous referee reviewed the final manuscript and made valuable suggestions. Finally we thank Ana Esther Pérez González for helping with typing the tables.

Resumen

Se ha estudiado la alimentación primaveral del cernícalo vulgar en ecosistemas semidesérticos de Fuerteventura, F, (isla oriental del archipiélago próxima a la costa africana) y se ha comparado con la de otros ecosistemas húmedos y de gran riqueza florística de El Hierro, H, (isla más occidental y distante al continente africano). La alimentación ha sido examinada a través del análisis de 667 egagrópilas, identificándose 9.725 presas (4.820 F; 4.905 H). El régimen alimentario está basado en Muridae (32 % de biomasa F, 33.1 % H), Acrididae (12,7 % F, 14,7 % H) y Lacertidae (12 % F, 13,8 % H). Los insectos son las presas más capturadas, en especial Formicidae, Scarabaeidae y Acrididae (F); Scarabaeidae, Acrididae y Tenebrionidae (H). Cualitativamente la dieta es muy semejante en ambas islas (69 %). Se aprecia en El Hierro un cierto criterio selectivo hacia insectos de tamaño medio y grande, no confirmándose este fenómeno entre los diversos tamaños de estos artrópodos capturados en Fuerteventura.

Zusammenfassung

Das Nahrungsspektrum von Turmfalken wurde in zwei verschiedenen Regionen der Kanarischen Inseln untersucht; zum einen in halbwüstenartigen Landschaften von Fuerteventura, zum anderen in feuchten und pflanzenreichen Gebieten von El Hierro. Aus 667 Gewöllen wurden 9725 Beuteanteile bestimmt. Die Proben waren annähernd gleich auf beide Inseln verteilt. Die Kanarischen Turmfalken ernährten sich überwiegend von Nagetieren (Muridae, 32.0 % der Biomasse in Fuerteventura, 33.1 % in El Hierro), Heuschrecken (Acrididae, 12.7 und 14.7 %) und Eidechsen (Lacertidae, 12.0 und 13.8 %). Die Insektennahrung setzte sich hauptsächlich aus Formicidae, Scarabaeidae, Tenebrionidae und Acrididae zusammen. Auf beiden Inseln waren die Nahrungsspektren der Falken sehr ähnlich. Bei den Falken von El Hierro deutete sich eine Präferenz für mittlere bis große Insekten an, die bei den Falken von Fuerteventura nicht erkennbar war.

References

Aparicio, J. M. (1990): Estudio de la alimentación en el Cernícalo Vulgar (*Falco tinnunculus*, L.). Influencia sobre la reproducción y migración. — Memoria de Licenciatura. Universidad Complutense. Madrid.

Bannerman, D. A. (1963): Birds of the Atlantic Islands. Vol. I. A History of the Birds of the Canary Islands and of the Salvages. — Oliver & Boyd. Edinburgh & London.

Bannerman, D. A. & M. Bannerman (1965): Birds of the Atlantic Islands. Vol. II. A History of the Birds of Madeira, the Desertas and the Porto Santo Islands. — Oliver & Boyd. Edinburg & London.

Carrillo, J., M. Nogales & R. Garcia (1986): Contribution à l'étude du spectre alimentaire de *Falco tinnunculus* (Linnaeus, 1758), dans l'île de El Hierro. Premières données pour les Iles Canaries. — Abstracts V Conferencia Internacional Rapinas Mediterrânicas. Evora. Portugal.

Cramp, S. & K. E. L. Simmons (1980): The Birds of the Western Palearctic. Vol. II. Hawks to Bustards. — Oxford University Press. London.

Crichton, J. (1977): The pellet analysis technique as a method of investigating the food habits of the kestrel (*Falco tinnunculus*). — Unpublished honours thesis. University of Edinburgh.

Davis, T. A. W. (1975): Food of the Kestrel in winter and early spring. — Bird Study 22: 85—91.

Fernández-Alonso, D. (1985): Régimen alimenticio de los adultos reproductores del Cernícalo Común (*Falco tinnunculus*, L.) en la Reserva Biológica de Doñana. — Memoria de Licenciatura. Universidad Complutense. Madrid.

Géroudet, P. (1978): Les Rapaces diurnes et nocturnes d'Europe. — Ed. Delachaux et Niestlé. Neuchâtel (Suisse).

Glutz v. Blotzheim, U., K. M. Bauer & E. Bezzel (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Vol. 4. — Akademische Verlagsgesellschaft.

Godman, F. (1872): Notes on the resident and migratory birds of Madeira and the Canaries. — Ibis 3 (2): 158—177; 209—224.

Itämies, J. & E. Korpimäki (1987): Insect food of the Kestrel, *Falco tinnunculus*, during breeding in western Finland. — Aquilo Ser. Zool. 25: 21—31.

Koenig, A. (1890): Ornithologische Forschungsergebnisse einer Reise nach Madeira und den Kanarischen Inseln. — J. Orn. 38: 257—488.

Korpimäki, E. (1985): Prey choice strategies of the Kestrel *Falco tinnunculus* in relation to available small mammals and other Finnish birds of prey. — Ann. Zool. Fennici. 22: 91—104.

Lack, D. & N. Southern (1949): Birds on Tenerife. — Ibis 91: 607—626.

Mañez, M. (1983): Variaciones geográficas y estacionales en la dieta del Mochuelo Común (*Athene noctua*) en España. — XV Congreso Internacional Fauna Cinegética y Silvestre. Trujillo (España). 1981.

Margalef, R. (1977): Ecología. — Ed. Omega, S. A. Barcelona.

Massa, B. (1981): Le régime alimentaire de quatorze espèces de rapaces en Sicile. — In: Rapaces Méditerranéens. Annales du CROP 1. (G. Cheylan & J. C. Thibault eds.), pp. 119—129.
Nogales, M. (1990): Biología del Cuervo *Corvus corax tingitanus* Irby, 1874 en la isla de El Hierro e importancia en la dispersión de plantas superiores en el Archipiélago Canario. — Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna. Tenerife. Unpublished.
Oromí, P. (1982): Distribución de los Tenebrionidae (Coleoptera) en las Islas Atlánticas. — Bol. Soc. Port. Ent. 8: 215—231.
Polatzek, J. (1908): Die Vögel der Kanaren. — Orn. Jahrb. 19: 81—119; 161—197.
Real, J. (1987): Evolución cronológica del régimen alimenticio de una población de *Hieraëtus fasciatus* en Catalunya: factores causantes, adaptación y efectos. — Rapaci Mediterranei III. Suppl. Ricerche Biologia Selvaggina 12: 185—205.
Schoener, T. W. (1969): Models of optimal size for solitary predators. — Am. Nat. 103: 277—313.
Shrubb, M. (1982): The hunting behaviour of some farmland kestrels. — Bird Study 29: 121—128.
Siegel, S. (1983): Estadística no paramétrica aplicada a las Ciencias de la Conducta. — Ed. Trillas. México.
Southwood, T. R. E. (1978): Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. — Chapman & Hall. London.
Stanek, V. J. (1970): Gran enciclopedia ilustrada de los insectos. — Ed. Lecturas, Caracas.
Thiollay, J. M. (1963): Notes sur le régime alimentaire du Faucon crécerelle *Falco tinnunculus* en hiver. — Nos Oiseaux 27: 71—73.
Thiollay, J. M. (1968): Le régime alimentaire de nos rapaces: quelques analyses françaises. — Nos Oiseaux 29: 249—269.
Valverde, J. A. (1967): Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. — C. S. I. C. Madrid.
Veiga, J. P. (1982): Ecología de las rapaces de un ecosistema mediterraneo de montaña. Aproximación a su estructura comunitaria. — Tesis Doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
Village, A. (1990): The Kestrel. — T. & A. D. Poyser. London.
Volsøe, (1951): The breeding birds of the Canary Islands. I. Introduction and synopsis of the species. — Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren. 113: 1—153.
Yalden, D. W. & A. B. Warburton (1979): The diet of the Kestrel in the Lake District. — Bird Study 23: 163—170.
Yalden, W. & P. E. Yalden (1985): An experimental investigation of examining Kestrel diet by pellet analysis. — Bird Study 32: 50—55.
Zahradnik, Y. (1990): Guía de los Coleópteros de España y de Europa. — Ed. Omega. Barcelona.

José Carrillo & Manuel Nogales, Departamento de Biología Animal (Zoología), Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, E-38206 La Laguna, Tenerife, Islas Canarias, España; Elizabeth C. Hernández & Guillermo Delgado, Museo Insular de Ciencias Naturales de Santa Cruz de Tenerife, Aptdo. Correos 853, E-38080 Santa Cruz de Tenerife, Islas Canarias, España; Rafael García, Calle San Miguel, 9, E-38700 Santa Cruz de La Palma, La Palma, Islas Canarias, España; Teresa Ramos, Departamento de Estadística e Investigación Operativa, Universidad de La Laguna, E-38206 La Laguna, Tenerife, Islas Canarias, España.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 1	S. 49—56	Bonn, April 1994

The systematic position of the Common Adder, *Vipera berus* (L.) (Reptilia, Viperidae), in North Korea and adjacent regions

Göran Nilson, Claes Andrén & Zbigniew Szyndlar

Abstract. The morphology of the population of *Vipera berus* occurring in North Korea is given, and the taxonomic position of this isolated southeastern population is discussed. By comparing it with material from all parts of the range for *Vipera berus* including all currently recognized subspecies (*berus*, *sachalinensis*, *bosniensis*) it is obvious that the North Korean population should be included in the easternmost subspecies *sachalinensis*.

Key words. *Vipera b. berus*, *V. b. sachalinensis*, *V. b. bosniensis*, North Korea.

The East Asian populations of *Vipera berus* were described as a separate subspecies by Carevskij (1917): *Vipera berus sachalinensis.* The type locality of this taxon is the island of Sakhalin. In 1926 Nikolski raised this taxon to species level and treated the East Asian mainland populations as a separate subspecies: *Coluber sachalinensis continentalis.* This new systematic division was never generally accepted by the taxonomists of the field, and all populations of *Vipera berus* of eastern Russia have currently been treated as one subspecies: *V. b. sachalinensis.*

The populations in North Korea and adjacent areas of China seem to have been overlooked in many papers dealing with the zoogeography of *Vipera berus* (e. g. Nikolsky 1964; Terentev & Chernov 1965; Mertens & Wermuth 1960; Saint Girons 1978, 1980; Schiemenz 1987), but discussed to some extent by others (e. g. Maki 1931; Shannon 1956; Won 1971; Kang & Yoon 1975; Paik 1982; Szyndlar & O 1987). Maki (1931) designated these Manchurian-Korean populations to the subspecies *sachalinensis*, and later students of Korean herpetofauna (Shannon 1956; Won 1971; Kang & Yoon 1975; Paik 1982) have followed this. To the contrary Zhao et al. (1981) and Szyndlar & O (1987) argued that these populations should be considered to belong to the nominate subspecies, *Vipera berus berus*, due to similarities in head scalation. The difference in dorsal scale ornamentation between *berus* and *sachalinensis* is weak (Groombridge, pers. inf.; Bea, pers. inf., and 1987), and the albumin immunological distance is small (Herrmann et al. 1987). The main purpose of this paper is to describe the isolated populations of *Vipera berus* in North Korea and adjacent Chinese territories, and to clarify its taxonomic status.

Material and Methods

Vipera berus has a large distribution, morphological variation, and degree of isolation (Nilson & Andrén, in press), and for an overall study of this species a large number of specimens, from a large number of localities throughout its entire range must be examined. However, as the work in this study is focused on the Korean populations, only specimens from restricted parts of the total range are examined for comparisons. The total material was divided into several groups that reflected both traditionally subspecific division, and natural geographical subdivisions. The non-Korean material used for comparison was gathered from different parts of the Asian and European range of the species, and all three "old" subspecies, *berus, bosniensis,* and *sachalinensis* are represented. As the specific problem in this paper concerns the taxonomic status of the populations of *Vipera berus* in Korea, the East Asian and Korean material is divided into more subgroups than the remaining comparative material. The investigated material consists of specimens from:

1. North Korea (*Vipera berus*, 12 specimens) (NRM; ZIK).
2. Sakhalin, Russia, 10 specimens (*sachalinensis*) (ZIG).
3. Amur area, Russia, 2 specimens (*continentalis*).
4. East Europe (west Russia, Poland), 5 specimens (*berus*) (GNM).
5. Southwest Europe (Italy, Switzerland), 14 specimens (*berus*) (MZF; ZIG).
6. Northwest Europe (Sweden), 19 specimens (*berus*) (ZIG).
7. Balkan (former Yugoslavia, Bulgaria), 15 specimens (*bosniensis*) (NMW; ZIG).

In order to complete a total picture of the populations in Korea and adjacent Chinese territories available information from literature has been included as well, e. g.:

8. Korean specimens (20), from Won 1971.
9. Jilin (China) specimens (13), from Zhao et al. 1981.

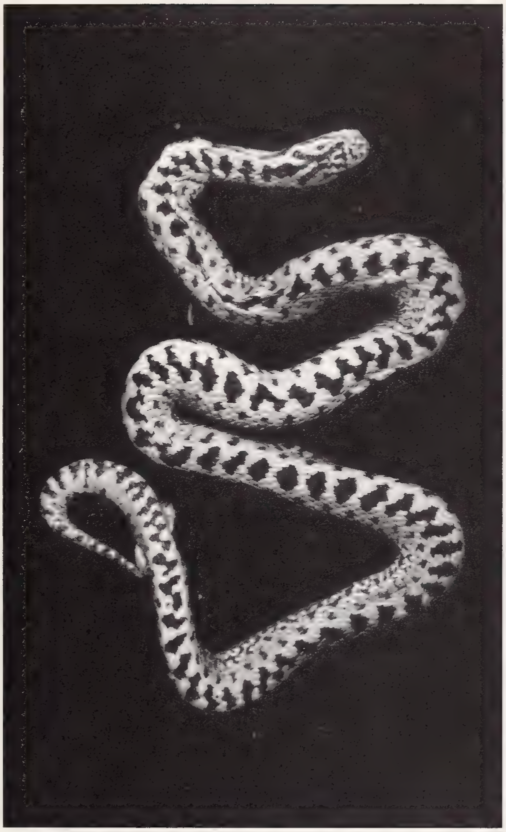
Information from Saint Girons (1978) about all the subspecies of *Vipera berus* has been used when appropriate.

Museum Collections are cited as follows:

NRM — Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm;
ZIK — Zoological Institute, Korean Acad. Sci., North Korea;
MZF — Museo Zoologico de "La Specola", Firenze;
NMW — Naturhistorisches Museum Wien, Vienna;
ZIG — Department of Zoology, University of Göteborg, Göteborg (authors collection, which later will be incorporated in GNM);
GNM — Göteborg Natural History Museum, Göteborg.

Description of *Vipera berus* in Korea (figs 1—2)

The largest specimen in our material is a female with a total length of 690 mm and tail 62 mm; the latter is equal to 8.9 % of total length. The largest male has a total length of 590 mm and tail 70 mm; the latter is equal to 11.9 % of total length. The head is covered with rather large scales or plates. Two large supraoculars and 1 large frontal plate on top of head, parietals divided or fragmented, frontal separated from supraoculars by smaller scales on each side or in contact on one side or both, 1 canthal and 1 supranasal scale on each canthus rostralis, and one or two apicals in contact with rostral; 12 to 19 intercanthals and intersupraoculars. The rostral is bordered by 2 supralabials, 2 internasals and one or two apicals; eye surrounded by 9 to 12 circumoculars, a single subocular row on each side, 2 to 4 loreals on each side, upper preocular separated from nasal by a loreal in two thirds of the snakes, united with nasal in the rest, normally 9 supralabials (one snake has 8 on one side of head), and 11 to 12 sublabials on each side. Three to five preventrals and 141 to 159 ventrals, 28 to 33 subcaudals in females, 31 to 38 in males, all subcaudals in double rows, 21 dorsal scale rows at midbody and on neck one head-length behind the head, 16 to 19 dorsal scalerows one head-length anterior to anal. Dorsal pattern consisting of a zig-zag band or transverse bars containing 71 to 84 windings. Band normally continuous in females (up to 15 transverse bars in females); in males around 50 % of the zig-zag turns in the dorsal pattern separated into transverse bars, no melanistic specimens, lateral body blotches present, head pattern consists of 2 dark oblique



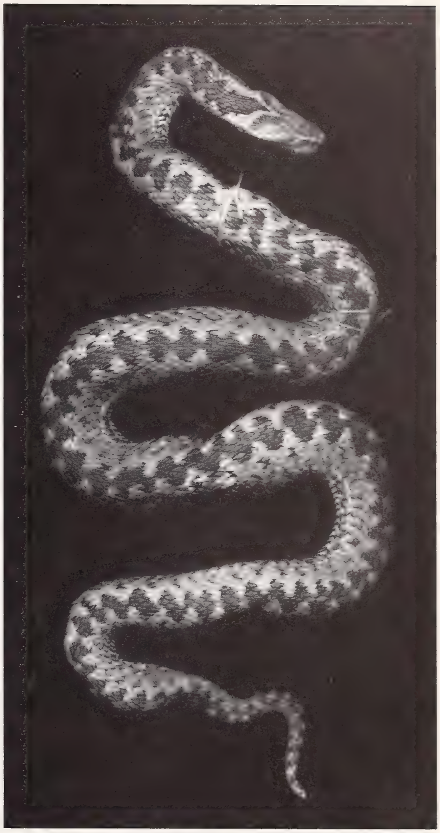


Fig. 1 (left): Male *Vipera berus* from North Korea (NRM SBM/1935.227.3019). — Fig. 2 (right): Female *Vipera berus* from North Korea (NRM SBM/1935.222.3020).

bands which do not unite, and a weak narrow posterior band from eye to corner of mouth, ground colour light brown with dorsal pattern dark brown, ventral side black.

Discussion

Geographically the *berus* range falls into a smaller eastern and a larger western part (fig. 4). This distributional pattern corresponds roughly to the division in subspecies with *sachalinensis* in the east and *berus* in central and western Russia and a major part of Europe (together with *bosniensis* in southern Europe). Some doubts have been expressed in literature about the systematic position of the eastern Russian mainland populations and of the Chinese and Korean ones. In external morphology as here examined (Tables 1 and 2) this east-west division agrees rather well with the traditional pattern of subspecies even though some minor differences can be seen. Data concerning the Korean specimens examined by us are in accordance with the

Table 1: Comparisons of *Vipera berus* from different parts of its range and of different subspecies. Based on own data and from Zhao et al. 1981 (= Zhao), and Won 1971 (= Won). Values given as mean and S. E.

	zig-zag turns	bands free, % in males	apicals	loreals	crown	supra-labials	sub-labials	circum-oculars
Korea	76±4	53	1.4±0.2	6.4±0.6	14.9±0.8	17.9±0.8	22.9±0.3	20.1±0.7
Korea (Won)						18.0		
Jilin (Zhao)			1.6±0.5			17.9±0.7	22.1±1.6	22.7±1.5
Sakhalin	81±4	58	1.9±0.1	5.6±0.4	13.1±0.9	18.2±0.3	20.8±0.4	20.4±0.3
Amur area	77±3	38	(1.)	6.0±2.0	19.0±8.0	18.0±0.0	20.0±0.0	18.5±0.5
East Europe	78±2	1	1.8±0.2	4.4±0.2	19.0±2.1	17.6±0.2	20.6±0.4	17.8±0.5
N. W. Europe	74±2	0	1.9±0.1	6.0±0.7	16.6±1.2	17.1±0.3	20.6±0.3	19.0±0.4
S. W. Europe	64±3	4	1.9±0.1	6.4±0.4	13.6±0.7	17.7±0.2	20.8±0.3	18.4±0.6
Balkan	55±3	60	2.0±0.0	8.0±0.6	15.0±0.6	18.3±0.2	21.7±0.4	19.3±0.7

Table 2: Comparisons of ventrals and subcaudals of *Vipera berus* from different parts of its range and of different subspecies. Based on own data and from Zhao et al. 1981 (= Zhao), and Won 1971 (= Won). Values given as mean and S. E.

	Males			Females		
	N	ventrals	subcaudals	N	ventrals	subcaudals
Korea (own)	4	144.7±1.3	35.2±1.1	6	151.8±0.9	31.2±0.9
Korea (Won)	10	148	(34.8?*)	10	148	(28.7*)
Jilin (Zhao)	4	146.8±0.9	39.3±1.3	9	151.3±0.9	32.3±0.5
Sakhalin	7	146.9±1.1	37.3±0.9	3	154.7±0.9	28.3±0.7
Amur area	1	146	41	1	144	31
East Europe	2	143.5±1.5	39.5±0.5	3	146.3±1.5	30.3±0.6
N. W. Europe	10	140.7±0.9	38.0±0.6	4	145.5±3.2	30.3±0.8
S. W. Europe	11	139.5±1.2	34.6±1.4	3	141.3±1.5	25.3±1.5
Balkan	9	142.1±0.9	37.1±1.4	6	143.7±1.9	30.2±0.7

*) The subcaudal numbers given by Won (1971) create some confusion. Min. and max. values are given as 31 and 41, with a mean of 24.8! for what Won refers as females. Corresponding numbers for males according to Won are 25 to 32 (X = 28.7). It is obvious that Won has mixed the two sexes, and due to printing error got a mean value of 24.8 (for 34.8?) which is below the total subcaudal range for *Vipera berus* within its entire geographical range.

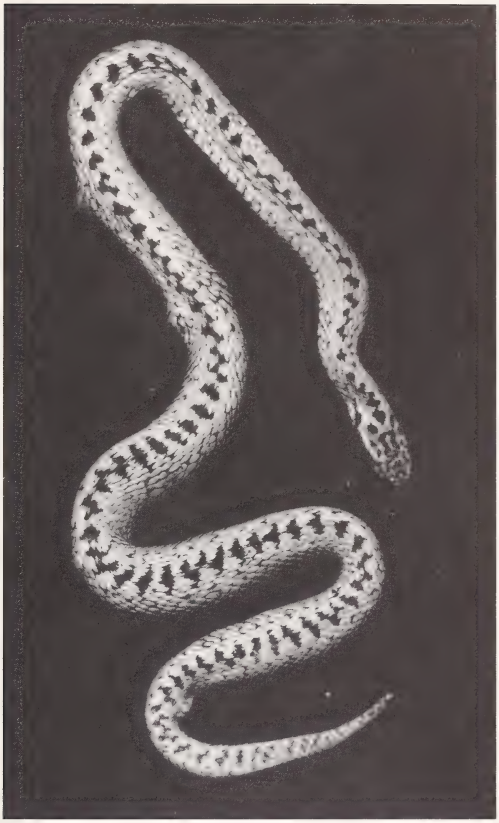


Fig. 3: Male specimen (ZIG 0108) of *Vipera berus sachalinensis* from the island of Sakhalin.

information given by Won (1971) for the same geographical range. It also agrees very well with the information published by Zhao et al. (1981) concerning the populations in the neighbouring Chinese province Jilin. It is obvious from a morphological point of view that these Chinese and North Korean populations belong to the same taxon. These populations are, however, geographically isolated and separated from the remaining east Asian populations in the Amur area ("*continentalis*") and on the island of Sakhalin (*sachalinensis*). The question is whether these Chinese and Korean populations belong either to any of these subspecies, or to the nominate form, or constitute a taxon of their own. Several characteristics unite all east Asian populations and separate them from west Russian and European ones. Such characters are a high degree of isolated transverse bars in the zig-zag dorsal band; a slightly higher number of supralabials; a higher number of ventrals in males; a tendency of having anterior corners of the frontal in contact with the supraoculars on one side or both; and in having the upper preocular reaching the nasal. Some of these characters, such as barred dorsal pattern and high number of supralabials can also be seen in the populations occurring on the Balkan peninsula in Europe (*bosniensis*) and may be considered as cases of parallelism if apomorphic. But these characteristics seem rather symplesiomorphic and of comparatively low value for phylogenetic evaluations. However, the shape and size of the frontal and preocular must be considered as unique for these eastern populations and may express autapomorphic stages for *sachalinensis*.

There are also some differences within the east Asian group. The Amur populations are more similar to the western populations in several characters than the remaining east Asian populations (consisting of the Sakhalin and the isolated Chinese and north Korean populations). Characters such as number of circumoculars, and ventrals in females are higher in these latter populations while number of crownscales (intersupraoculars and intercanthals) are lower in the Amur and European populations.

Now, the Chinese-Korean populations (figs 1—2) and the Sakhalin population (fig. 3) seem rather similar, but still there is some morphological separation between these two groups. The Chinese-Korean group has a tendency towards a lower number of apicals in contact with rostral, and a higher number of sublabials (Table 1) as compared to the Sakhalin population as well as the remaining ones in Asia and Europe (with the exception of *bosniensis* in Europe which also has a high number of sublabials).

The Korean group is also similar to the Sakhalin and Amur populations in the characters that traditionally have been connected to the subspecies *sachalinensis*

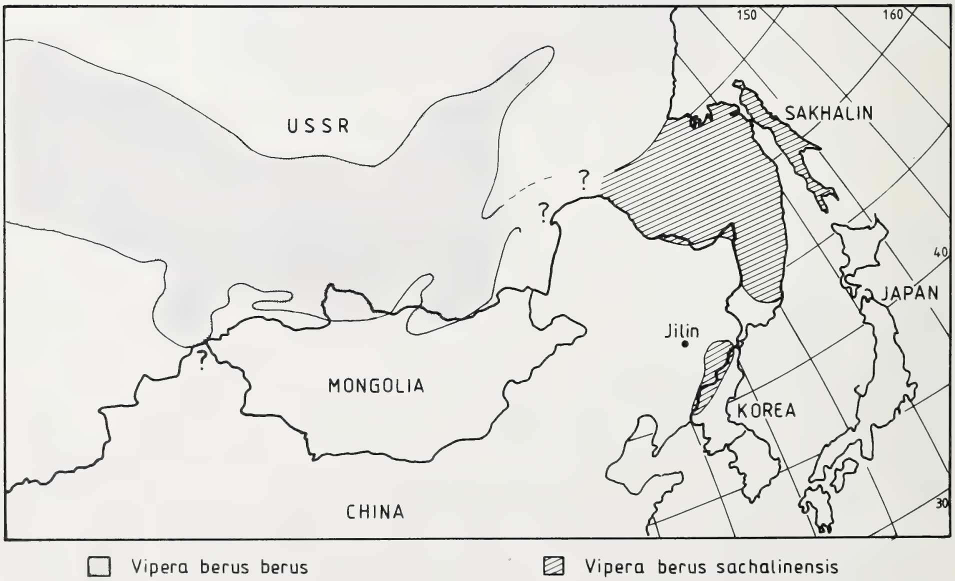


Fig. 4: Distribution of the different subspecies of *Vipera berus* in the Far East. Former USSR — after Bannikov et al. 1977; Mongolia — after Bannikov 1958; China — after Anonymus 1980.

(although in a lower frequency than in Amur and Sakhalin populations): frontal in contact with supraoculars and upper preocular in contact with nasal. In our material 63 % of the Sakhalin specimens had the frontal in contact with the supraoculars on one side or both. Corresponding figures in Amur and Korean specimens are 50 % and 33 %. Further 100 % of the Sakhalin specimens had the upper preocular in contact with the nasal. Corresponding figures in Amur and Korean specimens are 50 % and 29 %. We believe that these characters can be considered diagnostic for the subspecies *sachalinensis*, but should not be looked upon as crucial for the definition of this taxon. As has been shown above several characters can show up in different populations as in *sachalinensis* and in *bosniensis* and thus are parallel traits assumed that they are derived. The situation with the upper preocular in contact with the nasal that is frequent in *sachalinensis* can show up infrequently in *berus* as well. In a Swiss population of *berus* 86 % of the examined snakes (7) had one or both upper preoculars in contact with the nasals. One special feature that we found in *sachalinensis* is that some of the subcaudals in the double subcaudal rows were united into a single row. This feature was found in about 60 % of the specimens examined, and also in one of the two Amur specimens examined. It was not found in any of the Korean specimens. However, the conclusion is that all the eastern populations, including the Korean ones, are considered one subspecies: *sachalinensis*. The traditional subspecific pattern thus persists, but with the distributional change that also the Chinese and Korean populations should belong to this subspecies (fig. 4).

Acknowledgements

Korean specimens used in this study were collected by Sten Bergman 1935 and provided by Carl Edelstam and Sven Olander, Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm, as well as by O Hung Dam, Zoological Institute, Korean Acad. Sci., North Korea. Additional preserved material originates from Hans Neumeier, Zürich; Prof. Dr. Benedetto Lanza, Museo Zoologico de "La Specola", Firenze; Julian Dziubinski, Roumania; Franz Tiedemann, Naturhistorisches Museum Wien; and from Göteborg Natural History Museum. To all these persons and institutions we are indebted. This work has partly been supported by the Swedish Natural Sciences Research Council.

Zusammenfassung

Es wird über die Morphologie der Population von *Vipera berus* in Nordkorea berichtet und die taxonomische Position dieser isolierten südöstlichen Population diskutiert. Beim Vergleich mit Material aus allen Teilen des Gebietes für *Vipera berus*, einschließlich aller bis dato anerkannten Unterarten (*berus*, *sachalinensis*, *bosniensis*), ist es offensichtlich, daß die nordkoreanische Population in die östlichste Unterart *sachalinensis* eingeschlossen werden sollte.

Literature cited

Anonymus (1980): "An Illustrated Monograph of the snakes of China". — Shanghai (Shanghai Kexuejishu Chubanshe), 166 pp. (in Chinese).

Bannikov, A. G. (1958): Data on the fauna and biology of Amphibia and Reptilia in Mongolia. — Bull. Moskovs. Obsh. Ispyt. Prirody, Otd. Biol. 63 (2): 71—91 (in Russian with English Summary).

Bea, A. (1987): Contribución al conocimiento des género *Vipera* (Reptilia, Viperidae): la microornamentación del Oberhäutchen. — Unpublished Ph. D Thesis; Barcelona, 554 pp.

Carevskij, S. T. (1917): Formes nouvelles du genre *Vipera*, trouvées dans l'Empire Russe: *Vipera tigrina* sp. n. et *Vipera berus sachalinensis* var. nova. — Ann. Mus. zool. Acad. Imp. Sci., Petrograd, 21: 34—39.

Herrmann, H. W., U. Joger, G. Nilson & C. G. Sibley (1987): First steps towards a biochemically based reconstruction of the phylogeny of the genus *Vipera*. In: Gelder, J. J. van, Strijbosch, H. & P. J. M. Bergers (eds): Proc. Fourth Ord. Gen. Meet. S. E. H.: 195—200. — Nijmegen (Faculty of Sciences).

Kang Y. S. & Yoon I. B. (1975): Illustrated encyclopedia of fauna and flora of Korea, vol. 17: Amphibia-Reptilia. — Seoul (Ministry of Education), 191 pp. (in Korean).

Maki, M. (1931): A monograph of the snakes of Japan. — Tokyo (Dai-Ichi Shobo Publ.), 240 pp.

Mertens, R. & H. Wermuth (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas (Dritte Liste nach dem Stand vom 1. Januar 1960). — Frankfurt am Main (Kramer), 264 pp.

Nikolsky, A. M. (1926): *Coluber* (*Vipera*) *sachalinensis* (Car.) et son histoire. — Ann. Mus. Zool. Ac. Sci. Leningrad, 27: 247—260.

Nikolsky, A. M. (1964): Fauna of Russia and adjacent countries, Reptiles, vol. 2. — Jerusalem (Israel Program for Scientific Translations), vi+247 pp. (Translation of work of 1916).

Nilson, G. & C. Andrén (in press): Kreuzotter — *Vipera berus* (Linnaeus, 1758). In: Böhme, W. (ed.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. — Wiesbaden (Aula Verlag).

Paik, N. K. (1982): Systematic studies on the suborder Serpentes (Reptilia) in Korea. — Kangreung (Kangreung Natl. Univ.), 86 pp. (in Korean with English summary).

Saint Girons, H. (1978): Morphologie externe comparée et systématique des Vipères d'Europe (Reptilia, Viperidae). — Revue suisse Zool. 85: 565—595.

Saint Girons, H. (1980): Biogéographie et évolution des vipères européennes. — C. R. Soc. Biogéogr. 496: 146—172.

Schiemenz, H. (1987): Die Kreuzotter. — Wittenberg-Lutherstadt (A. Ziemsen Verlag; Die Neue Brehm-Bücherei), 108 pp.

Shannon, F. A. (1956): The reptiles and amphibians of Korea. — Herpetologica 12 (1): 22—49.

Szyndlar, Z. & O H. D. (1987): Reptiles of the Democratic People's Republic of Korea. Part I. Serpentes. — Chinese Herp. Res. 1987: 22—59.

Terentev, P. V. & S. A. Chernov (1965): Key to amphibians and reptiles. 3rd ed. — Jerusalem (Israel Program for Scientific Translations), 315 pp. (Translation of work of 1949).

Won H. K. (1971): amphibian and Reptilian fauna of Korea. — Pyongyang (Kwahagwon Chulpansa), 170 pp. (in Korean).

Zhao E., Yan Z. & Song Y. (1981): Notes on common adder from north-eastern China. — Acta Herp. Sinica 5 (1): 1—4.

Göran Nilson and Claes Andrén, Department of Zoology, University of Göteborg, Medicinaregatan 18, S-413 90 Göteborg, Sweden. — Zbigniew Szyndlar, Polish Academy of Sciences, Institute of Systematics and Evolution of Animals, Slawkowska 17, PL-31-016 Kraków, Poland.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 1	S. 57—60	Bonn, April 1994

Sphenomorphus aquaticus Malkmus, 1991, a junior synonym of *Tropidophorus beccarii* (Peters, 1871) (Reptilia: Squamata: Scincidae)

Tsutomu Hikida & Hidetoshi Ota

Abstract. Re-examinations of literature descriptions and specimens revealed that the water skink, *Sphenomorphus aquaticus* Malkmus, recently described from Mt Kinabalu, Sabah, is identical with *Tropidophorus beccarii* (Peters). Thus, we synonymize the former name with the latter.

Key words. Reptilia, Scincidae, taxonomy.

Malkmus (1987, 1988, 1989, 1991 a, b, 1992) surveyed the Mt Kinabalu region of Sabah, Borneo, and described a new skink *Sphenomorphus aquaticus*. However, scale characters and general appearance of the species given in the original description (Malkmus 1991 b) exhibited close resemblance with those of *Tropidophorus beccarii* (Peters, 1871), a water skink common in the mountain streams of Sabah and Sarawak (Rooij 1915, Smith 1925, 1931, Hikida 1980). Thus, we examined paratypes of *S. aquaticus* and compared their characters with those of *T. beccarii* on the basis of available specimens from both parts of Borneo. Results have brought us to the conclusion that *S. aquaticus* is identical with *T. beccarii*, and hence the former name should be regarded as a junior synonym of the latter.

Materials and Methods

Two paratypes of *S. aquaticus*, loaned from Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (i. e., ZFMK 49766, 49784) were examined. Specimens of *T. beccarii* used for comparisons were: Matang, Sarawak: Kyoto University, Zoological Collection (KUZ) 12423, 12451; Poring, Ranau and Bundu Tuhan, Sabah: four uncatalogued KUZ specimens. Data for morphological features of the holotype of *S. aquaticus* were taken from the detailed description with figures given by Malkmus (1991 b).

Results and Discussion

Generic Status of „*Sphenomorphus aquaticus*". — Several authors have suggested that the genera *Sphenomorphus* Fitzinger, 1843 and *Tropidophorus* Duméril et Bibron, 1839 are closely related to each other within the subfamily Lygosominae (Greer 1979, Brown & Alcala 1980, Ota et al. 1991). The two genera actually share many character states such as the scaly lower eyelids and the absence of supranasals. However, they differ from each other in the tympanum and preanal scale conditions: *Tropidophorus* has a superficial tympanum and one to three enlarged preanal scales, whereas *Sphenomorphus* has a tympanum located more or less inward of the ear opening and usually more than two, not much enlarged preanal scales (a few species with two preanal scales, but no species with a single preanal scale: Taylor 1963, Brown & Alcala 1980). Besides these, *Sphenomorphus* generally occurs in forest floors and grasslands, whereas *Tropidophorus* prefers more aquatic habitats (Taylor 1963, Brown & Alcala 1980), although this might not always be the case (e. g., *S. multisquamatus* is found around the stream: Inger 1958, Matsui personal communication). Mittleman (1952) resurrected the genus *Norbea* Gray, 1845 for the species having a single enlarged preanal scale and five supraoculars, but this account has not been adopted by the subsequent authors (e. g., Taylor 1963, Greer 1970, Brown & Alcala 1980).

It is evident, from both the original description and the morphological features of the paratypes directly examined, that *S. aquaticus* also has a single enlarged preanal scale. The description did not mention the condition of tympanum, but paratypes, as well as a photograph of the holotype given in Malkmus (1991 b), showed that the tympanum of this lizard is prominent externally. Malkmus (1991 b) wrote that the species has only four supraoculars, but an illustration provided therein and the condition in the two paratypes suggest that the species actually possesses five supraoculars; it is highly probable that Malkmus (1991 b) inappropriately excluded the last small supraocular when counting this character. The natural habitat of *S. aquaticus* appears quite aquatic as the specific name bears; Malkmus (1991 b, 1992) stressed that he found his specimens in and around mountain streams with numerous rocks. All these indicate that *S. aquaticus* belongs to the genus *Tropidophorus* in reality.

Specific Status of „*Sphenomorphus aquaticus*". — Five species of the genus *Tropidophorus* are currently recognized from Borneo — *T. beccarii* (Peters, 1871), *T. brookei* (Gray, 1845), *T. iniquus* Lidth de Jeude, 1905, *T. micropus* Lidth de Jeude, 1905, and *T. perplexus* Barbour, 1921. Of these, the latter four are distinct from *aquaticus* in having keeled dorsal scales (Rooij 1915, Barbour 1921); only *T. beccarii* shares smooth dorsal scales with *aquaticus*. Detailed comparisons of the description and paratypes of *aquaticus* with specimens of *T. beccarii* from Sabah and Sarawak have yielded no differences to separate them as distinct taxa.

In the Mt Kinabalu region, *T. beccarii* was first reported by Mocquard (1890). Boulenger (1894) stated that Mocquard's (1890) specimens differ from those of *T. beccarii* from Sarawak, the type locality, by having a greater number of scales around the midbody (34 versus 30), and described *Tropidophorus mocquardii* to encompass the population around Mt Kinabalu. However, Smith (1923) considered the difference provided by Boulenger (1894) as reflecting an intraspecific variation, and synonymized *T. mocquardii* with *T. beccarii*. Later, he demonstrated that the number of midbody scale rows actually varies within each locality and overlap between samples from around Mt Kinabalu (32—36) and Sarawak (28—36: Smith 1931). No morphological differences are evident between samples from Mt Kinabalu and Sarawak examined by us, either. Thus, we follow Smith's (1923) account, and synonymize *Sphenomorphus aquaticus* Malkmus, 1991 with *Tropidophorus beccarii* (Peters, 1871) as below.

Tropidophorus beccarii (Peters, 1871)

Amphixestus beccarii Peters, 1871: 574. (type locality: Sarawak)
Tropidophorus beccarii, Boulenger, 1887: 360; Mocquard, 1890: 135; Rooij, 1915: 276; Smith, 1923: 777.
Tropidophorus mocquardii Boulenger, 1894: 735 (type locality: Mt Kinabalu)
Tropidophorus mocquardi, Rooij, 1915: 276.
Norbea beccarii, Mittleman, 1952: 22.
Norbea mocquardi, Mittleman, 1952: 27.
Sphenomorphus sp., Malkmus, 1987: 286, 1988: 9, 1989: 197.
Sphenomorphus aquaticus Malkmus, 1991 b: 23 (type locality: Poring, southeast to the major peak of Mt Kinabalu), 1992: 131.

Acknowledgements

We thank W. Böhme for the loan of the paratypes of *S. aquaticus* under his care. We are also much indebted to M. Matsui for the critical reading of the manuscript, sharing his unpublished observations regarding the habitat of *Sphenomorphus multisquamatus* with us, and for the help with collecting specimens of *T. beccarii* in Sabah and Sarawak. R. Aoki provided literature. Fieldworks were conducted unter the permissions of Socio-Economic Research Unit (SERU) of the Malaysian Government and State Government of Sarawak. The Sabah Park Waden also issued permission to our research conducted at Kinabalu Park in 1979. The staff of the Forest Research Centre of Sabah, Sabah Museum, and Forest Department of Sarawak kindly assisted us during our surveys; our gratitudes extend to all these colleagues and organizations. This research was supported by Grants-in-Aid from the Ministry of Education, Science and Culture of Japan (Nos. 404326, 60041037, 61043033 and 63790257; Project leader: T. Hidaka).

Zusammenfassung

Eine Überprüfung des Status des 1991 nach Exemplaren aus Sabah beschriebenen Wasserskinks *Sphenomorphus aquaticus* Malkmus hat ergeben, daß dieser Name ein jüngeres Synonym von *Tropidophorus beccarii* (Peters) ist.

References

Barbour, T. (1921): A new Bornean lizard. — Proc. New England Zool. Club 7: 87—89.

Boulenger, G. A. (1887): Catalogue of lizards in the British Museum (Natural History). 3. — British Museum, London.

Boulenger, G. A. (1894): Second report on additions to the lizard collection in the Natural History Museum. — Proc. zool. Soc. London 1894: 722—736, pls. 47—49.

Brown, W. C. & A. C. Alcala (1980): Philippine lizards of the family Scincidae. — Silliman University Press, Dumaguete.

Gray, J. E. (1845): Catalogue of specimens of lizards in the British Museum. — Newman, London.

Greer, A. E. (1970): A subfamilial classification of scincid lizards. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard 139: 1—30.

Greer, A. E. (1979): A phylogenetic subdivision of Australian skinks. — Rec. Aust. Mus. 32: 339—371.

Hikida, T. (1980): Lizards of Borneo. — Acta Phytotax. Geobot. 30: 97—102. (in Japanese)

Inger, R. F. (1958): Three new skinks related to *Sphenomorphus variegata* (Peters). — Fieldiana: Zool. 39: 257—268.

Lidth de Jeude, T. W. van (1905): Zoological results of the Dutch scientific expedition to central Borneo. — Notes Leiden Mus. 25: 187—202.

Malkmus, R. (1987): Herpetologische Beobachtungen am Mount Kinabalu, Borneo. — Mitt. Zool. Mus. Berlin 63: 269—292.

Malkmus, R. (1988): Herpetologische Studien an einem Waldbach am Mt Kinabalu, Borneo. — Herpetofauna 10 (53): 6—11.

Malkmus, R. (1989): Herpetologische Beobachtungen am Mount Kinabalu, Borneo. II. — Mitt. Zool. Mus. Berlin 65: 179—200.
Malkmus, R. (1991a): Zur Herpetofauna des oberen Liwago/Mount Kinabalu/Nord-Borneo. — Herpetofauna 13 Jahrg. (72): 26—34.
Malkmus, R. (1991b): *Sphenomorphus aquaticus* sp. n. (Sauria: Scincidae) vom Mount Kinabalu/Nord-Borneo. — Sauria 13: 23—28.
Malkmus, R. (1992): Herpetologische Beobachtungen am Mount Kinabalu, Nord-Borneo. III. — Mitt. Zool. Mus. Berlin 68: 101—138.
Mittleman, M. B. (1952): A generic synopsis of the lizards of the subfamily Lygosominae. — Smith. Misc. Coll. 117: 1—35.
Mocquard, M. F. (1890): Recherches sur la faune herpetologique des Iles de Borneo et de Palawan. — Nouv. Arch. Mus. Natn. Hist. Nat. 2: 115—168.
Ota, H., T. Hikida, M. Matsui & A. Mori. (1991): Karyotypes of two water skinks of the genus *Tropidophorus* (Reptilia: Squamata) from Borneo. — J. Herpetol. 25: 488—490.
Peters, W. (1871): Hr. W. Peters berichtete ferner über neue Reptilien aus Ostafrica und Sarawak (Borneo), vorzüglich aus der Sammlung des Hrn. Marquis J. Doria zu Genua. — Mber. K. preuss. Akad. Wiss. Berlin 1871: 566—581.
Rooij, N. de (1915): The reptiles of the Indo-Australian Archipelago. I. Lacertilia, Chelonia, Emydosauria. — E. J. Brill, Leiden.
Smith, M. A. (1923): A review of the lizards of the genus *Tropidophorus* on the Asiatic mainland. — Proc. zool. Soc. London 1923: 775—781.
Smith, M. A. (1925): Contributions to the herpetology of Borneo. — Sarawak Mus. J. (8): 15—34.
Smith, M. A. (1931): The herpetology of Mt Kinabalu, North Borneo, 13, 455 ft. — Bull. Raffles Mus. (5): 3—32.
Taylor, E. H. (1963): The lizards of Thailand. — Univ. Kansas Sci. Bull. 44: 687—1077.

Tsutomu Hikida, Department of Zoology, Faculty of Science, Kyoto University, Sakyo, Kyoto, 606-01 Japan. — Hidetoshi Ota, Department of Biology, College of Science, University of the Ryukyus, Nishihara, Okinawa, 903-01 Japan.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 1	S. 61—66	Bonn, April 1994

A new lizard from Iran, *Eremias* (*Eremias*) *lalezharica* sp. n. (Reptilia: Lacertilia: Lacertidae)

Jiří Moravec

Abstract. A new lacertid species, *Eremias* (*Eremias*) *lalezharica* sp. n., is described from the area of Mount Lalezhar, SE Iran. It differs from all other species of the typical subgenus (*E. afghanistanica*, *nikolskii*, *persica*, *regeli*, *strauchi*, *suphani* and *velox*) in that a group of 3—5 (8) smaller shields is to be found laterally and posterior to each 4th (exceptionally 5th or 3th) submaxillary shield. A higher rate of separation of 4th (41.7 %) and 3rd (16.7 %) submaxillary shields from lower labials is another characteristic feature of the described species. In addition, the combination of other pholidotic characters and the colour pattern distinguish the new species from any of the species mentioned above.

Key words. Reptilia, Lacertidae, *Eremias*, new species, Iran.

Six specimens of a new lizard referable to the genus and the typical subgenus *Eremias* were found among herpetological materials collected by Ing. B. Pražan during the Third Czechoslovak-Iranian Entomological Expedition to Iran of the National Museum, Prague in 1977. These specimens are referred to *Eremias lalezharica* sp. n. The name is derived from a term "Kuh-e Lalezhar" the Iranian name of the mountain at the foot of which the type locality is situated.

Eremias lalezharica sp. n.

Holotype: National Museum (Nat. Hist.), Prague, NMP6V 34555/3, adult female, Iran, ostan Kerman, Lalezhar (29° 31' N, 56° 51' E), N foot of Mount Lalezhar (elevation 2800—3100 m), leg. B. Pražan, 24—30 May 1977.

Paratypes: NMP6V 34555/1—2, adult males; NMP6V 34555/4—5, adult females; same data as holotype. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Koenig, ZFMK 54840, adult female, same data as holotype.

Diagnosis and description: A species of subgenus *Eremias* (subocular bordering mouth, only one frontonasal, two supraoculars, femoral pores series separated by a very short space and reach the knee; see Ščerbak 1974). It differs from all other known species by several [3—5 (8)] smaller shields situated laterally and posterior to each 4th submaxillary shield, instead of a distinct individual 5th submaxillary. The 5th submaxillary is exceptionally well developed and the smaller shields are located laterally and posterior to it. The smaller shields can also surround the 4th submaxillary and together with it border the 3rd submaxillary. Higher rate of separation of 4th (41.7 %) and 3rd (16.7 %) submaxillary shields from lower labials, as consequence of above described arrangement of the chin shields, is another characteristic feature of the new species. In addition, it differs from each species of the typical subgenus in the following character combinations (see published data in Ščerbak 1974, Bischoff & Böhme 1980, Böhme & Ščerbak 1991; the material used for a first-hand comparison is listed in parentheses at each species):

From *E. afghanistanica* Böhme & Ščerbak, 1991 in a higher count of dorsals (54—59 versus 44—46), higher number of upper labials anterior to subocular (6—7 versus 5—6), higher count of gulars (33—40 versus 25—28), having 1—2 rows of gulars in contact with second pair of submaxillary shields, frequent occurrence of a small scale between prefrontals (66.7 % versus 0.0 %), smaller L/Lcd ratio (0.59—0.69 versus 0.73—0.79), and in colour pattern. [ZFMK: 8584, 13320 (holotype and paratype)].

From *E. nikolskii* Bedriaga, 1905 in a higher number of upper labials anterior to subocular (6—7 versus 5—6, N = 5), higher count of gulars (33—40 versus 20—28), having 1—2 rows of gulars in contact with second pair of submaxillary shields, and in colour pattern. [ZFMK: 30393—395; NMP6V: 34675/1—2].

From *E. persica* Blanford, 1874 in having 1—2 rows of gulars in contact with second pair of submaxillary shields, having frontonasal broader than long (100 % versus 1.75 %), more frequent occurrence of a small scale between prefrontals (66.7 % versus 1.75 %), higher L/Lcd ratio (0.59—0.69 versus 0.47—0.62),smaller body size, and in colour pattern [ZFMK 7117, 8655, 14469, 20986; NMP6V: 34674].

From *E. regeli* Bedriaga, 1905 in a higher count of gulars (33—40 versus 14—24), having 1—2 rows of gulars in contact with second pair of submaxillary shields, more frequent occurrence of a small scale between prefrontals (66.7 % versus 1.0 %), higher number of scales in 9th—10th caudal annulus (25—32 versus 17—25), in that fewer specimens possess keeled upper caudal scales (16.7 % versus 100 %), higher L/Lcd ratio (0.59—0.69 versus 0.45—0.60), and in colour pattern. [ZFMK: 7114, 13322, 16370—373; MNP6V: 34676/1—2].

From *E. strauchi* Kessler, 1878 in a higher count of gulars (33—40 versus 19—33), having 1—2 rows of gulars in contact with second pair of submaxillary shields, in that fewer specimens possess keeled upper caudal scales (16.7 % versus 95.2 %), and in colour pattern. [ZFMK: 8777—780, 14393, 16407—408, 18731—733, 24741—744, 29278—279, 38102—112, 40444; NMP6V: 5555].

From *E. suphani* Basoglu & Hellmich, 1968 in a higher number of upper labials anterior to subocular (6—7 versus 5—6), frequent occurrence of a small scale between prefrontals (66.7 % versus 0.0 %), in that fewer specimens possess keeled upper caudal scales (16.7 % versus 64.3 %) and in colour pattern. [ZFMK: 26249—251 (paratypes), 16319, 49901—902, 51914; NMP6V: 34668/1—2, 34669].

From *E. velox* (Pallas, 1771) in a higher number of upper labials anterior to subocular (6—7 versus 5—6), higher count of gulars (33—40 versus 19—33), having 1—2 rows of gulars in contact with second pair of submaxillary shields (0—1 in *velox*), more frequent occurrence of small scales between prefrontals (66.7 % versus 3.5 %), higher number of rows of preanal scales (5—6 versus 3—4), in that fewer specimens possess keeled upper caudal scales (16.7 % versus 99.6 %), and in colour pattern. [ZFMK: 8781—783, 16409, 24745—747, 30396—402, 30487—488, 39099; NMP6V: 5556, 34670—672, 34673/1—6].

Description of holotype: Snout-vent length (L): 70 mm. Tail length (Lcd): 101 mm. Dorsal scales across midbody: 54. Transverse series of ventral scales: 33. Ventral scales in longest row across belly: 16. Preanal scales in 6 transverse rows. Upper labials anterior to subocular (left/right): 6/6. Gular scales in straight median series:

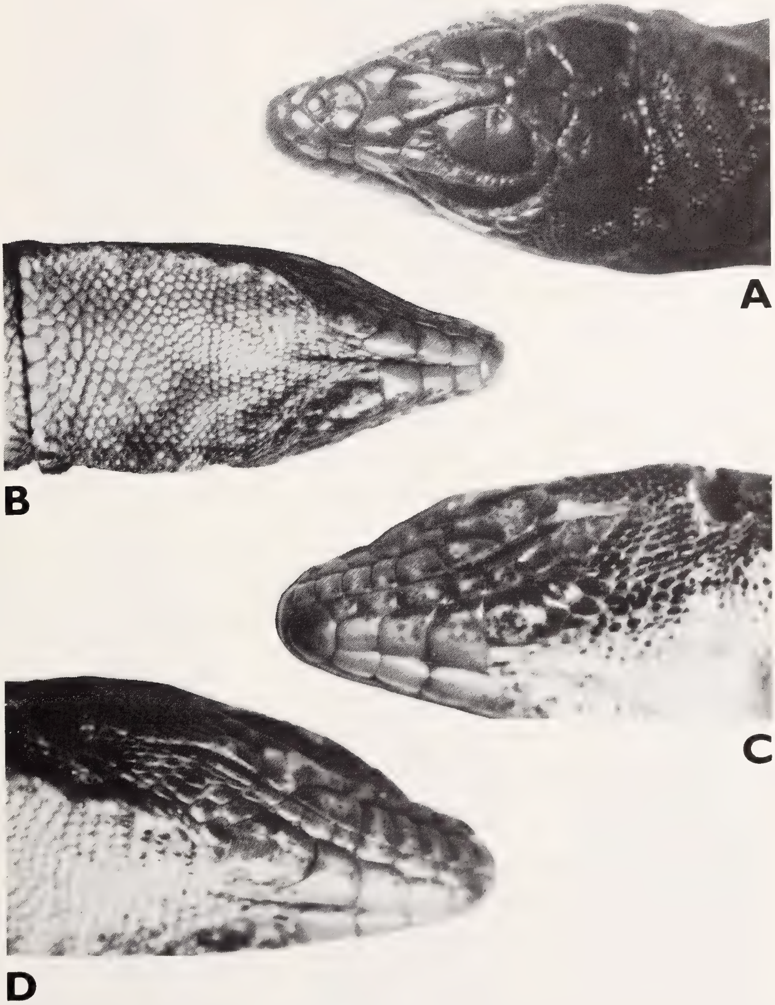


Fig. 1: Holotype of *Eremias lalezharica* sp. n., NMP6V 34555/3. A: Dorsal view of head. B: Ventral view of head. C: Side view of head (left side). D: Side view of head (right side).

35. Two rows of gulars in contact with second pair of submaxillary shields. Several smaller shields on each side behind 4th submaxillary shields (3+1 / 2+2) (Fig. 1). Fourth submaxillary shields in contact with lower labials. Enlarged scales in collar: 14. Frontonasal broader than long. Prefrontals not separated by a small scale. Frontal not separated from supraoculars by granules. Scales in 9th—10th caudal annulus: 25. Femoral pores: 17/15, the series separated by 4 scales and on each side barely reaching inner surface of knee. Upper caudal scales smooth.

Colour rather dark owing to initial preservation in formalin. The dorsal pattern consists of two dorsal and two dorsolateral light longitudinal stripes more or less interrupted into small whitish spots. The lateral and median edges of these spots are bordered with black. On each flank is a light lateral stripe beginning at posterior edge of ear opening and reaching the groin. Between the dorsolateral and lateral stripes is a row of formerly blue ocelli-like spots extending forwards before the forelimbs and backwards above the insertion of hindlimbs. The ocelli are sporadically complemented, from above or below, with other smaller spots (Fig. 2). Upper labials dark with white markings. Dorsal surface of limbs dark with lighter spots. Venter white, the lateral ventrals marked with black.

Description of paratypes: Measurements and counts for five paratypes are given as follows: NMP6V 34555/1, 34555/2, 34555/4, 34555/5, ZFMK 54840.

Snout-vent length (mm): 67, 68, 71, 68, 61. Tail length (mm): ?, 116, 104, ?, 93. Dorsal scales across midbody: 59, 55, 59, 56, 55. Transverse series of ventral scales: 32, 31, 30, 30, 31. Ventral scales in longest row across belly: 14, 15, 15, 14, 15. Rows of preanal scales: 6, 5, 6, 6, 6. Upper labials anterior to subocular: 6/6, 6/7, 7/6, 6/6. Gular scales in straight median series: 33, 35, 40, 35, 34. Rows of gulars contacting second pair of submaxillary shields: 2, 1, 2, 1, 2. Smaller shields on each side behind 3rd—5th submaxillary: 3+2+2+1/3+2+1 (3rd/3rd), 2+2+1/2+2+1 (5th/5th), 2+1/2+2 (4th/5th), 2+2+1/3+2 (4th/4th) 2+1/2+1 (4th/4th). Fourth submaxillary in contact with lower labials (+): —/—, —/—, +/+, +/—, +/+. Third submaxillary in contact with lower labials : —/—, +/+, +/+, +/+, +/+. Enlarged scales in collar: 15, 14, 14, 15, 13. A small scale between prefrontals (+): —, +, +, +, +. Scales in 9th—10th caudal annulus: 32, 29, 27, 29, 25. Femoral pores: 18/18, 17/18, 18/16, 17/19, 17/19; the series separated by 3, 3, 4, 5 and 5 scales. Upper caudal scales weakly keeled (+): —, +, —, —, —. All specimens have frontonasal broader than long. The colour pattern is shown in fig. 2.

Sexual dimorphism: Males have more conspicuous ocelli with better developed black margins. Females have less interrupted dorsolateral and dorsal light stripes and a higher L/Lcd ratio.

Habitat: Hoberlandt (1983) characterized the type locality as: "Mountain plateau in the vicinity of Lalezhar village — degraded steppe with *Artemisia herba-alba*, *Astragalus* sp., *Zygophyllum* sp., *Salvia* sp., *Ferula* sp. Gardens and fields with *Ligurus sativus* and poplar, wet meadows with *Orchis* sp., *Pedicularis* sp., *Carex* sp., *Juncus* sp., *Mentha* sp., *Eleocharis pauciflora*".

According to B. Pražan (collector) all specimens of *Eremias lalezharica* were collected in open fields of soil and stones washed down from the slopes of Mount Lalezhar. Large solitary stones and only scanty vegetation were a characteristic

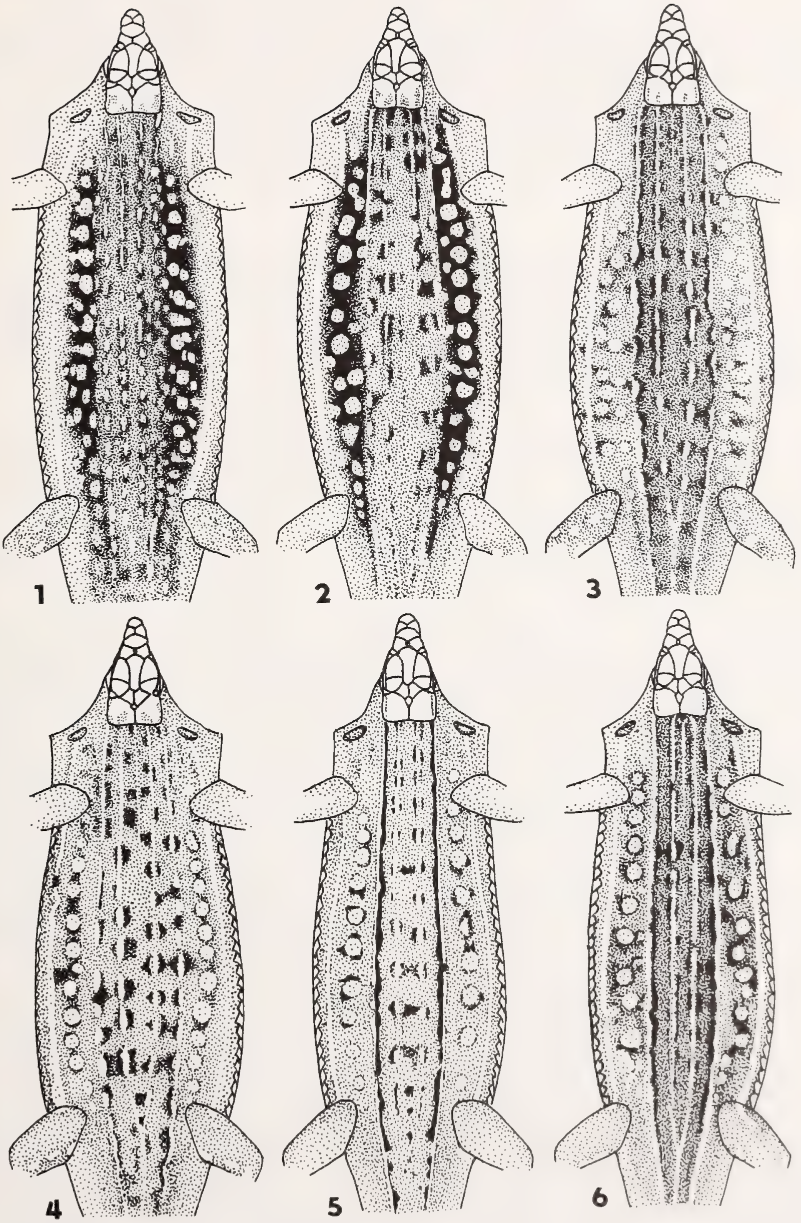


Fig. 2: Colour pattern of *Eremias lalezharica* sp. n. (scheme). 1—2: Paratypes (males), NMP6V 34555/1—2. 3: Holotype, NMP6V 34555/3. 4—6: Paratypes (females), NMP6V 34555/4—5, ZFMK 54840.

feature of these areas. The lizards were not rare in this locality and were frequently observed also on the banks of some near "wadi" (perhaps Lalezhar river) and in the vicinity of irrigated gardens at the southern part of the Lalezhar village.

At the same locality *Eremias fasciata*, *E. grammica*, *Laudakia caucasia*, *L. microlepis* and *Trapelus agilis* ssp. were collected.

Remarks: At least two females were gravid. The holotype contains three well developed eggs, about 9 mm long and 7 mm wide. Female 34555/5 has one big palpable egg, about 14 mm long.

Acknowledgements

I am much obliged to Priv.-Doz. Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, for kindly providing the ZFMK collection of *Eremias* for comparison and for his helpful comments on the manuscript. I would also like to thank Ing. Bohumil Pražan, National Museum, Prague, for data on the locality and habitat of the lizards he collected.

Zusammenfassung

Aus der Umgebung des Mt Lalezhar in Südost-Iran wird ein neuer Wüstenrenner als *Eremias* (*Eremias*) *lalezharica* sp. n. beschrieben. Die Art unterscheidet sich von allen anderen der Untergattung durch den Besitz von Ansammlungen von 3—5 (8) kleinen Schildern, die lateral und posterior jedem 4. Submaxillarschild (gelegentlich dem 3. oder 5.) angelagert sind. Weitere Unterschiede in der Anordnung und Anzahl von Körperschuppen und das Farbmuster charakterisieren die Art deutlich.

References

Bischoff, W. & W. Böhme (1980): Der systematische Status der türkischen Wüstenrenner des Subgenus *Eremias* (Sauria: Lacertidae). — Zool. Beitr., N. F. 26: 297—306.

Böhme, W. & N. N. Ščerbak (1991): Ein neuer Wüstenrenner aus dem Hochland Afghanistans, *Eremias* (*Eremias*) *afghanistanica* sp. n. (Reptilia: Sauria: Lacertidae). — Bonn. zool. Beitr. 42: 137—141.

Hoberlandt, L. (1983): Results of the Czechoslovak-Iranian entomological expedition to Iran. Introduction to the third expedition 1977. — Acta ent. Mus. Nat. Pragae 41: 5—24.

Ščerbak, N. N. (1974): Jaščurki palearktiki. — Naukowa dumka, Kiew.

Dr. Jiří Moravec, National Museum (Nat. Hist.), Department of Zoology, 115 79 Praha 1, Czech Republic.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 1	S. 67—78	Bonn, März 1994

Notes on the morphology of some little known species of the genus *Idaea* Treitschke, 1825 in the Middle East (Lepidoptera: Geometridae, Sterrhinae)

Axel Hausmann

Abstract. Type material of *Idaea antennata* (Wehrli, 1931), *Idaea consociata* (Staudinger, 1900), *Idaea capnaria* (Püngeler, 1909), and *Idaea detritaria* (Staudinger, 1897) has been examined by the author. Data on external morphology and genitalia are given here. The species are placed into the system of the genus *Idaea* Treitschke as proposed by Sterneck (1940). Lectotypes are designated for *I. consociata* and *I. detritaria*. *I. antennata* is a junior synonym of *Idaea tineata* (Thierry-Mieg, 1911). *Idaea praetineata* n. sp., a closely related species to *I. tineata*, is described from Jordan.

Key words. Geometridae, Sterrhinae, *Idaea*, Middle East, *I. praetineata* n. sp., genitalia, systematics.

Introduction

Many Palaearctic Geometridae species, belonging to the genus *Idaea*, are known presently only from the type specimens. Their systematic position is doubtful in many cases. So, except for the types of the four taxa revised in this paper (*antennata/consociata/capnaria/detritaria*), data on further specimens can be found in literature only for *Idaea capnaria* and *Idaea detritaria* in one study.

Sterneck (1940), still the most important publication on the morphology of the Palaearctic *Idaea* species, mentions only one taxon (*Idaea detritaria*), but he treated it rather superficially (only the right valva is shown in a figure).

Abbreviations used in this paper:
ZFMK = Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn
MNHU = Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin
SMNK = Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe
ZSM = Zoologische Staatssammlung München.

Systematic part

Idaea tineata (Thierry-Mieg, 1911)

Acidalia tineata Thierry-Mieg, 1911: 468 (Loc. typ.: Akbès, Amanus)
Idaea antennata (Wehrli, 1931), n. syn., Fig. 1
Ptychopoda antennata Wehrli, 1931: 41 (Loc. typ.: Akbès, Amanus)
Ptychopoda antennata Wehrli, 1934: 1, t. 1, Fig. 12
Sterrha antennata: Prout, 1934: 389
Sterrha antennata: Prout in Seitz, 1935: 63, Fig. 6e

All the citations of *I. antennata* concern the holotype.

Material examined: ♂, (Holotype *I. antennata*), Syria, Akbès, prp. Hausm. 7464 (coll. ZFMK). Further 9 ♀, Turkey, 50 km W Konya 1300 m, 23. VII. 1990 and 1 ♀, Turkey, Isparta, 5 km W Keciborlu 1200 m, 22. VII. 1990 (all leg. Falkner and coll. ZSM) and the photograph of the genitalia of an Anatolian male (coll. J. Lenz, Meckesheim).

Measurements: Length of the right forewing of the holotype of *I. antennata* 8,4 mm. ♀ from Anatolia: m = 8,1 mm (7,2—8,8 mm).
External morphology (Holotype *I. antennata*): Antenna thick (about 0,15 mm), covered with short cilia (their length about 1/3 of the antenna's diameter), the flat segments separated from one another by narrow necks. Hindtibia of the male slender, without spurs, but with a large pencil reaching half the length of the tarsi. Proportion tarsus/tibia = 0,55 mm/1,25 mm (Wehrli 1934, and Prout in Seitz 1935: "1/3 or 1/4"). Palps very short and slender (length about 0,18 mm = 30 % of the eye's diameter). Tongue rather short (about 1,0 mm).
♂ Genitalia (Holotype *I. antennata*, Fig. 10): Anellus with two big and stout hooks. Uncus broad, terminally cut, scaphium sharply tipped; valva slender, curved, terminal costa with flat teeth. Length of aedoeagus 1,1 mm; without cornutus, terminal lying conglomerate of vesica rather dense, perhaps caused by preparation artifacts. In the central part a sclerotised tube.
♀ Genitalia ("*I. tineata*" from Anatolia, Fig. 12): Only little difference to the female genitalia of *I. praetineata* n. sp. In both species *I. tineata* and *I. praetineata* the pair of small lateral processi beneath the papillae anales is remarkable, also the pair of large chitinised lobes in the ductus bursae and the broad and folded outlet from the bursa copulatrix into the ductus seminalis near the beginning of the ductus bursae. Apophyses posteriores short and slender (0,45—0,50 mm), apophyses anteriores also short and slender (0,15—0,20 mm). Bursa copulatrix with an area of chitinised folds, which characterize this species by its numerous teeth (Fig. 12a).
Remarks: The genitalia of the holotype of *I. antennata* correspond rather well to the photograph of the genitalia of an Anatolian male belonging to a large sample of *I. tineata* examined by the author. Considering also the fact that the type localities of both *I. antennata* (type series contains only one ♂) and *I. tineata* (type series 5 ♀) are of the same location, *I. antennata* sinks to synonymy of *I. tineata*. As the closely related species described below (*I. praetineata*) shows a considerable sexual dichroism, such a phenomen may also be expected in *I. tineata*. This dichroism led to the erroneous opinion of Wehrli (1931), who postulated two distinct species. The species has no closer relationship to *Idaea elongaria* (Rambur, 1833) (cf. Prout in Seitz 1935) and should be inserted preliminarily into the 12th group of the genus *Idaea*, like it was done by Sterneck (1940). The short cilia of the antenna, the short tongue and the very small palps, however, are structural details unusual in the 12th group. *Idaea tineata* and the species described below show some relations to *Idaea lobaria* (Chrétien, 1909) (4th group sensu Sterneck 1940). Indications to such a relationship with respect to the male genitalia are the lacking of cornuti in the aedoeagus, the broad, nearly forked uncus and the broad valva without terminal tip or tooth. In female genitalia the pair processi beneath the papillae anales is prominent in *I. lobaria* and *Idaea fractilineata* (Zeller, 1847; 23th group). *I. lobaria* is characterized also by a small pair of lobes in the ductus bursae. The rudimentary tongue and the small palps in *I. lobaria* are further indications to such a relationship. Perhaps *Idaea tineata* and *Idaea praetineata* n. sp. must be transferred to the 4th group. The anellus is somewhat similar to the anellus of *Idaea circuitaria* (Hübner [1819]; 9th group). In the form of uncus and valva the species resembles also *Idaea infirmaria* (Rambur, 1833; 28th group), but with regard to aedoeagus and anellus it is quite different.

Probably all the Anatolian populations belong to *Idaea tineata*. However, it could be more convenient to distinguish them from the nominate subspecies as a distinct one. More material is required to clarify the relations. The author was able to examine only females from Konya and Isparta district.

Idaea praetineata n. sp., Figs 2, 3

Idaea tineata: Hausmann, 1991 (nec Thierry-Mieg, 1911): 124, Fig. 99

Holotype: ♂, N Jordan, Wadi Sir b. Amman, 600 m, 30. IV. 1956, prp. Hausm. 3872, leg. J. Klapperich, coll. ZSM.
Paratypes: ♂, id., 3. VII. 1956, leg. Klapperich, coll. ZSM; ♀, N Jordan, Fuhes, 1000 m, 2. VI. 1957, leg. J. Klapperich, coll. ZSM; ♀, id., 9. VI. 1956, leg. J. Klapperich, coll. SMNK; ♀, N Jordan, Amman, 800 m, 24. VI. 1956, leg. J. Klapperich, coll. SMNK; ♂ ♀, N Jordan,

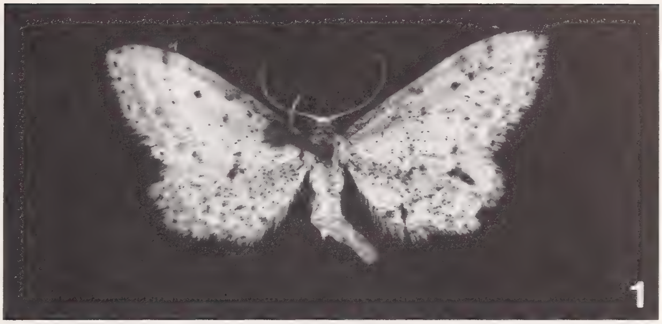


Fig. 1: *Idaea tineata* Thierry-Mieg, ♂, Holotype of *Idaea antennata* Whli., length of the right forewing 8,4 mm.

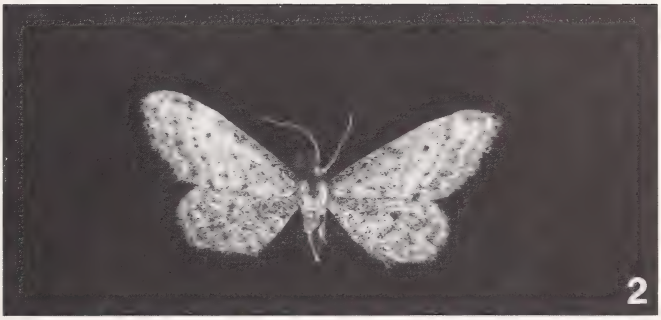


Fig. 2: *Idaea praetineata* n. sp., ♂, Holotype, length of the right forewing 7,9 mm.

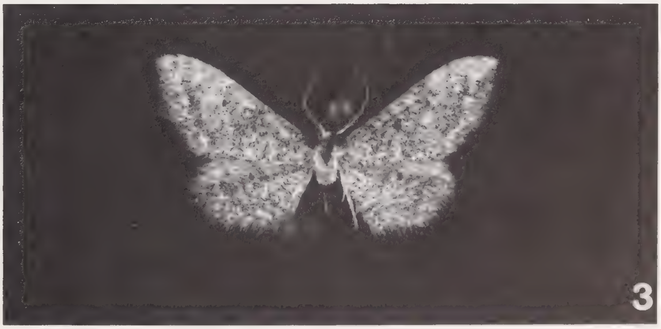


Fig. 3: *Idaea praetineata* n. sp., ♀, Paratype, length of the right forewing 7,6 mm.

Jarash, 16. VII. 1964, leg. J. Klapperich, coll. SMNK; ♀, N Jordan, Jarash, 13. VI. 1963, leg. J. Klapperich, coll. SMNK.
Distribution: Jordan.
Measurements: ♂ m = 7,1 mm (6,7—7,9 mm); ♀ m = 7,3 mm (6,1—8,2 mm).

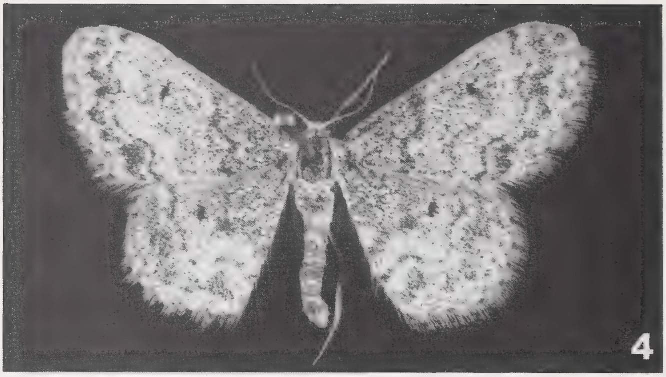


Fig. 4: *Idaea consociata* Stgr., ♀, Lectotype, length of the right forewing 11,7 mm.

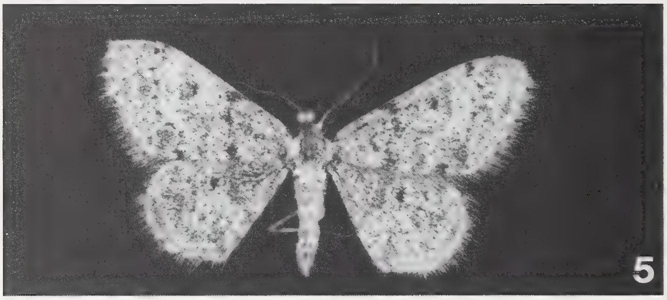


Fig. 5: *Idaea consociata* Stgr., ♀, Paratype, length of the forewing 9,3 mm.

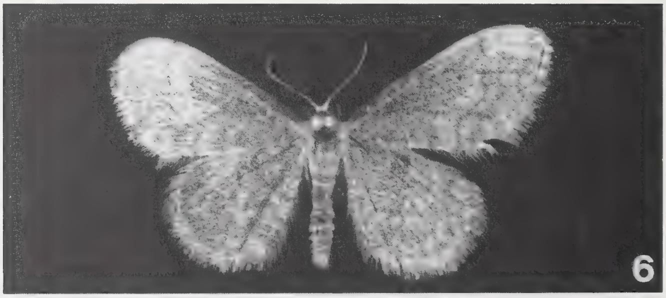


Fig. 6: *Idaea capnaria* Pglr., ♂, Holotype, length of the right forewing 9,9 mm.

Description: Smaller than *I. tineata.* Wing colour (♂) grey, somewhat darker than in the holotype of *I. antennata.* Wing pattern of the males like in the holotype of *I. antennata*: Antemedian and postmedian fascia dark grey, small, submarginal shade dark grey, vague, separated from the terminal shade. Females much darker, the dark brown postmedian shade broader, connected to the postmedian fascia. Frons brown like in *I. tineata*, vertex white. Ex-

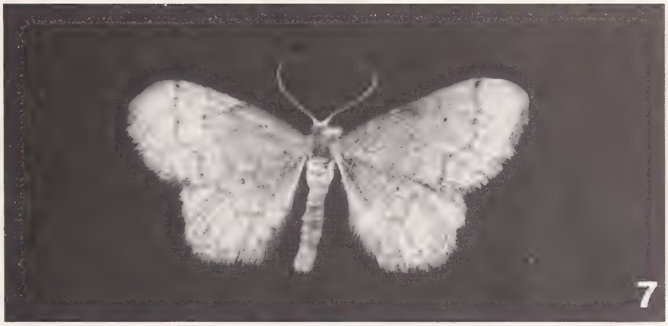


Fig. 7: *Idaea capnaria* Pglr., ♂, Paratype, length of the right forewing 8,5 mm.

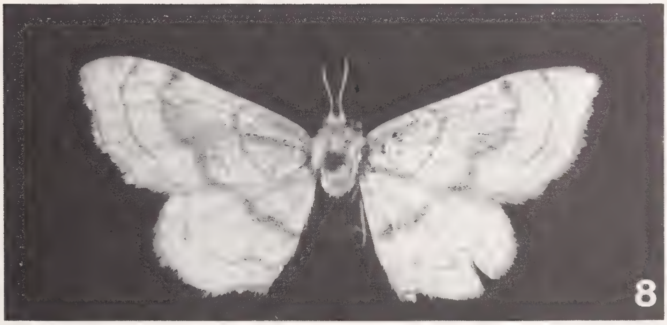


Fig. 8: *Idaea detritaria* Stgr., ♂, Lectotype, length of the right forewing 9,2 mm.

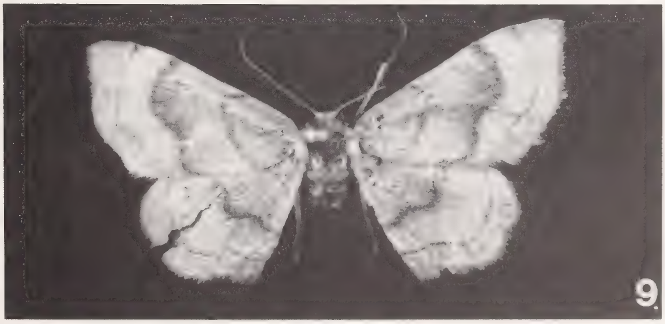


Fig. 9: *Idaea detritaria* Stgr., ♀, Paratype, length of the right forewing 9,0 mm.

ternally the close relationship to *I. tineata* is also indicated by the short cilia of the male antenna (about 1/3 of the antenna diameter), the short tongue (about 1,0 mm) and the very small palps (length about 0,15 mm). Male antenna not so thick as in *I. tineata* (only 0,12 mm), female antenna slender (0,06—0,075 mm) sparsely serrated with short cilia (about 0,02 mm). Genitalia of the ♂ (Fig. 11): Rather similar to the genitalia of *Idaea tineata* (i. e. the

holotype of *I. antennata*). Hooks of the anellus much smaller, more slender and less sclerotised. In the aedoeagus the vesica less dense, tube in the central part little chitinised, almost invisible. Aedoeagus distally not sclerotised as in the *I. antennata*-male.
♀ Genitalia (Fig. 13): Only little difference to the female genitalia of "*I. tineata*" from Anatolia. Papillae anales, apophyses, ductus bursae and bursa copulatrix correspond to the above given description for the females from Anatolia. Bursa copulatrix with an area of chitinised folds, which are smooth in this species (Fig. 13a).
Remarks: Very closely related to *I. tineata*. With regard to the systematic position of this species see remarks on *I. tineata*.

Idaea consociata (Staudinger, 1900), Figs 4, 5

Acidalia consociata Staudinger, 1900: 390, t. 6, Fig. 10 (Loc. typ.: Mardin, SE Turkey)
Ptychopoda consociata: Prout in Seitz, 1913: 108
Sterrha consociata: Prout, 1934: 351

All the citations concern the types. No further specimen known.
Material examined: Two female types (labelled as "Origin."; coll. MNHU). The lectotype has to be designated: ♀, Mardin "97. Man.", prp. Hausm. 7465, coll. MNHU (this specimen is figured in the original description).
Measurements: Length of the right forewing 11,7 (Lectotype) and 9,3 mm.
External morphology: Antenna slender, diameter about 0,07—0,08 mm (not "thick", cf. original description). Cilia almost lacking, the few present very short. Female hindtibia long, slender, with 2 spurs; proportion tarsus/tibia 2,3 mm/2,9 mm (Lectotype) or 1,8 mm/2,3 mm (Paratype). Palps normal, their length nearly approaching the diameter of the eye (0,35—0,5 mm). Tongue lacking.
♂ Genitalia: Unknown.
♀ Genitalia (Fig. 16): Apophyses posteriores (0,85 mm) and anteriores (0,30 mm) short and weak. Ostium bursae trumpet-shaped. Ductus bursae long, with smooth transition into the bursa copulatrix. Pear-shaped bursa comparatively long, armed with a lot of short spines and wrinkled longitudinally. Ductus seminalis in the outlet of the bursa broad, then becoming more slender and very long.
Remarks: The species has nothing to do with *Idaea consolidata* (Lederer, 1853) cf. original description and Prout in Seitz 1913) and should be inserted into the 29nd group after the species *Idaea improbata* (Staudinger, 1897) (cf. Hausmann 1991, p. 127). Female genitalia and wing colour reveal close relationship to that species but also to *Idaea brevitarsata* Hausmann, 1991 and *Idaea hispanaria* (Püngeler, 1913). In the female genitalia and in the external characters of the ♀ there is no difference between *Idaea consociata* and *Idaea improbata/brevitarsata*, so it is possible, that *Idaea consociata* is a synonym of *Idaea improbata*, or that *Idaea brevitarsata* is conspecific to *Idaea consociata*.

Presently there are known only females of *Idaea consociata* (the three types), though in the manuscript on the Staudinger types of the MNHU, written in 1947, 2 ♂ 1 ♀ are stated as type series (an error). The discovery of males in the type locality should clarify the status of *Idaea consociata* in regard to *Idaea improbata* and *Idaea brevitarsata*.

Idaea capnaria (Püngeler, 1909), Figs 6, 7

Acidalia cineraria Bang-Haas, 1907: 79, t. 3, Fig. 17 (nom. praeocc., nec. Leech, 1897)
Acidalia capnaria Püngeler, 1909: 292, t. 4, Fig. 9 (Loc. typ.: Beirut, Lebanon)
Ptychopoda capnaria: Prout in Seitz, 1913: 122, t. 3h
Sterrha capnaria: Prout, 1934: 378
Sterrha capnaria: Ellison & Wiltshire, 1939, 45 ("Shweir, scarce")

All the citations except Wiltshire (1939) concern the types.
Material examined: ♂, "Type", Beirut, prp. Hausm. 7467 (= Holotype!). One further male examined (from the Püngeler collection) showed no difference to the second specimen

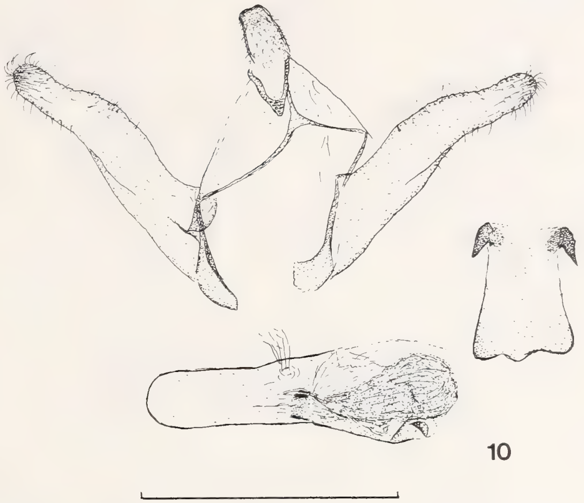


Fig. 10: Male genitalia of *Idaea tineata* Thierry-Mieg, Holotype of *Idaea antennata* Whli., anellus beside; scale bar = 1 mm.

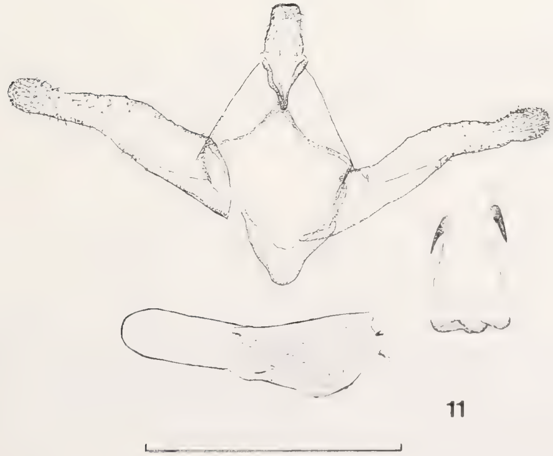
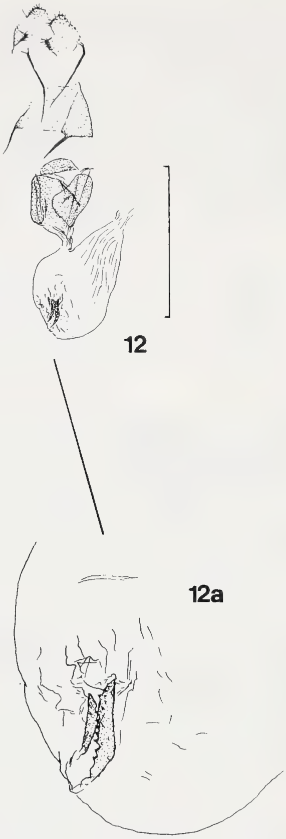


Fig. 11: Male genitalia of *Idaea praetineata* n. sp., Holotype, anellus beside; scale bar = 1 mm.



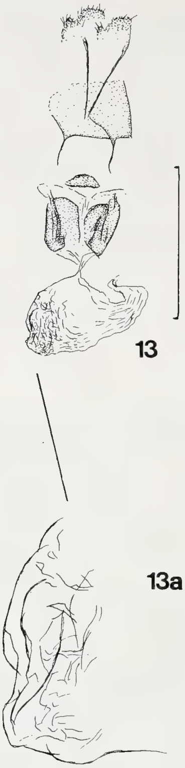


Fig. 12: Female genitalia of "*Idaea tineata* Thierry-Mieg" from Anatolia, scale bar = 1 mm (12a: detail of the bursa copulatrix).

Fig. 13: Female genitalia of *Idaea praetineata* n. sp., Paratype; scale bar = 1 mm (13a: detail of the bursa copulatrix).

mentioned in the original description (labelled as "paratype" by the author). Both specimens in coll. MNHU.

Measurements: Length of the right forewing 9,9 mm (Holotype) and 8,5 mm (Paratype).

External morphology: Male antenna serrate, cilia of about the same length as the antenna diameter (about 0,09 mm). Male hindtibia very slender, with a pencil that is comparatively small. Proportion tarsus/tibia 1,2/2,0 mm (Holotype) or 0,9/1,8 mm (Paratype). According to the German edition of Prout in Seitz (1913) "the hindtarsi are much longer than 1/2 of the 'type' " (error, should read 'tibia'). Palp approaching about 3/4 of the eye diameter (0,4—0,5 mm). Tongue well developed (about 2,5 mm).

♂ Genitalia (Fig. 14): Somewhat similar to both *Idaea humiliata* (Hufnagel, 1767), and *Idaea politata* (Hübner, 1793). Anellus without lateral teeth. Uncus short (0,12 mm) and broad. Scaphium comparatively slender (0,08 mm). Valva linguiform, very similar to both *Idaea humiliata* and *Idaea politata*; terminally with two lateral teeth and some small teeth be-

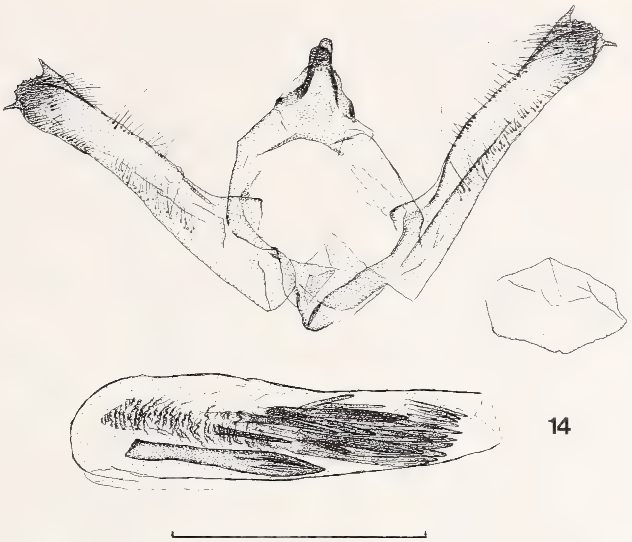


Fig. 14: Male genitalia of *Idaea capnaria* Pglr., Holotype, anellus beside; scale bar = 1 mm.

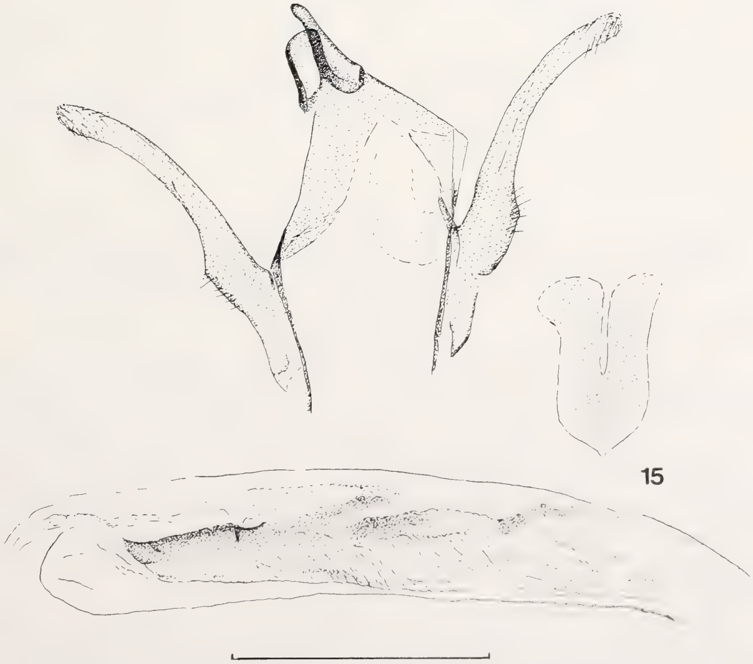
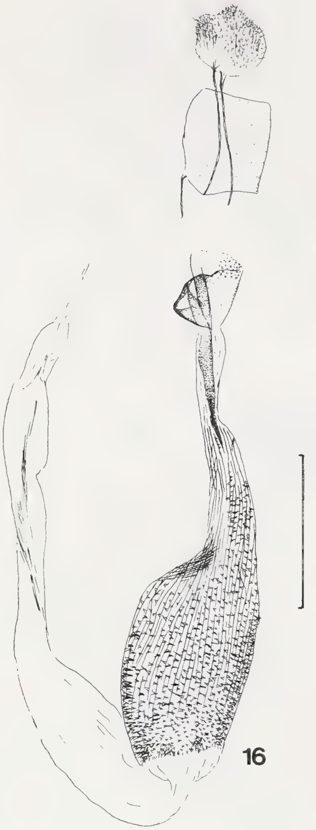
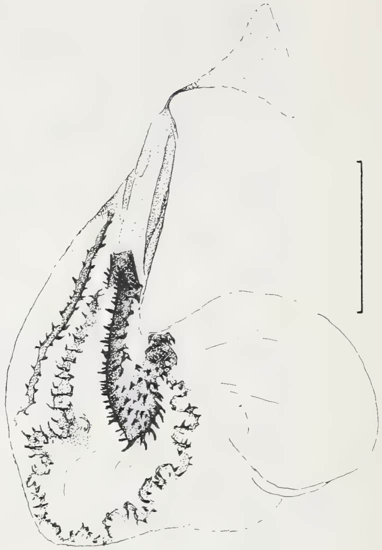


Fig. 15: Male genitalia of *Idaea detritaria* Stgr., Lectotype, scale bar = 1 mm.



16



17

Fig. 16: Female genitalia of *Idaea consociata* Stgr., Lectotype, scale bar = 1 mm.

Fig. 17: Female genitalia of *Idaea detritaria* Stgr., Paratype, scale bar = 1 mm.

tween them. Length of aedoeagus 1,7—1,8 mm, width 0,42—0,45 mm ("short penis" sensu Sterneck, 1940), terminally becoming more slender. About 20 (!) stout cornuti with the basal vesical folds, which are typical for the second series of species in the 14th group of the genus *Idaea*. Laterally one long (0,8 mm) and stout cornutus without a folded basis.
♀ Genitalia: Unknown.
Remarks: The species is not closely related to *Idaea ostrinaria* (Hübner, [1813]) (cf. original description and Prout in Seitz, 1913), but has to be inserted into the 14th group between the species *Idaea humiliata* and *Idaea politata*.

Idaea detritaria (Staudinger, 1897), Figs 8, 9

Acidalia detritaria: Staudinger in Kalchberg, 1897: 180, t. 4, Fig. 14 (Loc. typ.: Haifa, Israel)
Acidalia detritaria: Staudinger & Rebel, 1901: 269
Ptychopoda detritaria: Prout in Seitz, 1913: 118
Sterrha detritaria: Amsel, 1933: 108
Sterrha detritaria: Prout, 1934: 369, 446
Ptychopoda detritaria: Amsel, 1935: 242 ("1 ♂, Tel Aviv, dune")
Acidalia detritaria: Bodenheimer, 1937: 87
Sterrha detritaria: Sterneck, 1940: 101, 142, Fig. 169
Idaea detritaria: Hausmann, 1991: 128

All the citations except Amsel (1935) and Sterneck (1940) refer to the type specimens. *Idaea detritaria* seem to live in very isolated populations. Neither in the entomological collections of Israel nor in the results of about 1600 light trap captures from Israel examined by the author the species was present.

Material examined: ♂, "Origin.", Haifa, prp. Hausm. 5576; ♀ "Origin.", Haifa, prp. Hausm. 5577. In the MNHU there are only these two specimens. The whereabouts of the other 4 from the original series is unknown. Perhaps they have been lost. The Lectotype had to be designated: ♂, Haifa, prp. Hausm. 5576, coll. MNHU.

Measurements: Length of the right forewing 9,2 mm (Lectotype) and 9,0 mm (Paratype).

External morphology: Male antenna serrated, with many cilia of the length of the antenna's diameter. Female antenna sparsely serrated. Length of cilia less than half of the antenna's diameter. Male hindtibia rather slender, no pencil could be found, which is perhaps an artifact, because Sterneck (1940) found one; proportion tarsus/tibia 0,7/2,0 mm. A mistake in the original description has to be corrected: "♀ ungespornt" (without spurs) should read "♂ ungespornt". Female hindtibia with two spurs, proportion tarsus/tibia 2,0/2,0 mm. Frons reddish-ochraceous, vertex whitish-ochraceous sprinkled with some reddish scales. Palps slender, somewhat shorter than the eye diameter. Tongue reduced.

♂ Genitalia (Fig. 15): Anellus simple, with smooth margins. Uncus long with slender basis (length 0,27 mm), Scaphium normal, comparatively broad (0,15 mm). Valva very slender and long (1,43 mm), characteristically curved. Aedoeagus long (2,75 mm), without cornuti, in the basical vesica a chitinous plate.

♀ Genitalia (Fig. 17): Ostium bursae broad, ductus bursae with a very narrow part, then becoming broader with a smooth transition into the bursa copulatrix. Bursa copulatrix bent back by 180°. In the bursa one (internal) stout ribbon and one (periphere) more feeble and folded ribbon. These chitinous ribbons wear a lot of spines. In the periphery between the ductus bursae and the bursa copulatrix there is a third ribbon, that is somewhat more slender.

Remarks: As postulated in Sterneck (1940), *Idaea detritaria* has to be placed into the 18th group. The species is closely related to both *Idaea jacobi* Hausmann, 1991 and *Idaea wiltshirei* (Brandt, 1938).

Idaea detritaria is not conspecific with *Idaea wiltshirei*, as discussed in Sterneck (1940). Length of aedoeagus in *Idaea wiltshirei* about 1,9 mm, uncus with a small hook (like in *Idaea jacobi*), valva of *Idaea wiltshirei* much shorter (1,15 mm) and broader (similar to *Idaea consolidata*) than in *Idaea detritaria*. Also wing pattern and colour quite different.

Acknowledgements

Many thanks to Dr. W. Mey, Berlin, and to Dr. D. Stuening, Bonn, for loan of the type material. Mr. G. Ebert, Karlsruhe, H. Falkner, Karlsruhe, and J. Lenz, Meckesheim, helped by donations or loans of further relevant material to the ZSM.

Zusammenfassung

Die wenig bekannten vorderasiatischen Arten *Idaea antennata* (Wehrli, 1931), *Idaea consociata* (Staudinger, 1900), *Idaea capnaria* (Püngeler, 1909) und *Idaea detritaria* (Staudinger, 1897) wurden vom Autor anhand von Typenmaterial eingehend untersucht. Die vier Arten werden nach ihrer äußeren Morphologie sowie ihrer Genitalmorphologie charakterisiert und in das von Sterneck (1940) erarbeitete System der Gattung *Idaea* Treitschke eingeordnet. Für *I. consociata* und *I. detritaria* erfolgt die Festlegung eines Lectotypus. *I. antennata* ist ein jüngeres Synonym von *Idaea tineata* (Thierry-Mieg, 1911). *Idaea praetineata* n. sp., ein naher Verwandter der *I. tineata*, wird aus Jordanien neu beschrieben.

References

Amsel, H. G. (1933): Die Lepidopteren Palästinas. — Zoogeographica 2 (1), 1—146.
Amsel, H. G. (1935): Weitere Mitteilungen über palästinensische Lepidopteren. — Veröff. Dtsch. Kol. Übersee-Mus. 1 (2), 223—277.

Bang-Haas, A. (1907): Neue oder wenig bekannte palaearktische Makrolepidopteren. — Dt. ent. Zeitschrift Iris 20: 69—88.

Bodenheimer, F. S. (1937): Prodomus Faunae Palestinae. — Mem. Inst. d'Egypte 33: 1—287.

Ellison, R. E. & E. P. Wiltshire (1939): The Lepidoptera of the Lebanon with notes on their season and distribution. — Trans. Royal Ent. Soc. London 88 (1), 1—56.

Hausmann, A. (1991): Beitrag zur Geometridenfauna Palästinas: Die Spanner der Klapperich-Ausbeute aus Jordanien (Lepidoptera, Geometridae). — Mitt. Münchn. Ent. Ges. 81: 111—163.

Prout, L. B. (1913): Die spannerartigen Nachtfalter. — In: Seitz, A. [1912—1916]: Die Gross-Schmetterlinge der Erde, Bd. 4. — Verlag A. Kernen, Stuttgart.

Prout, L. B. (1934): Lepidopterorum Catalogus, Pars 61: Geometridae, Subfamilia Sterrhinae I. — Verlag W. Junk, Berlin, 1—486.

Prout, L. B. (1935): Brephinae, Oenochrominae, Hemitheinae, Sterrhinae, Larentiinae. — In: Seitz, A. [1934—1939]: Die Gross-Schmetterlinge der Erde, Suppl. 4. Verlag A. Kernen, Stuttgart.

Püngeler, R. (1909): Neue palaearctische Macrolepidopteren. — Dt. ent. Z. Iris 21: 286—303.

Staudinger, O. (1897): Acidalia Detritaria Stgr. n. sp., in Kalchberg, F. v. A.: Über die Lepidopterenfauna von Haifa in Syrien. — Dt. ent. Z. Iris 10: 180—181.

Staudinger, O. (1900): Neue Lepidopteren des paläarktischen Faunengebietes. — Dt. ent. Z. Iris 12: 352—403.

Staudinger, O. & H. Rebel (1901): Katalog der Lepidopteren des palaearktischen Faunengebietes 1. — Verlag Friedländer & Sohn, Berlin.

Sterneck, J. (1940): Versuch einer Darstellung der systematischen Beziehungen bei den palaearctischen Sterrhinae (Acidaliinae). — Zeitschr. Wiener Ent. Ver. 25: 6—17; 25—36; 56—59; 77—79; 98—107; 126—128; 136—142; 152—159; 161—176.

Thierry-Mieg, P. (1911): Descriptions de Lépidoptères nouveaux. — Ann. Soc. Ent. Belg. 54: 465—469.

Wehrli, E. (1931): Einige neue paläarktische Geometriden aus Syrien, Algerien und Sicilien (Lepid. Het.). — Mitt. Münchn. Ent. Ges. 21: 41—51.

Wehrli, E. (1934): Lepidopteren-Fauna von Marasch in türkisch Nordsyrien. — Mitt. Münchn. Ent. Ges. 24: 1—55.

Dr. Axel Hausmann, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstr. 21, D-81247 München.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 1	S. 79—86	Bonn, April 1994

On the occurrence of the cephalic gland in the epidermis and rhynchodaeal wall in nemerteans

W. Senz

Abstract. The nemertean cephalic gland is traditionally described as occurring only in the area between the preseptal epidermis and rhynchodaeal wall, embedded in mesenchymate tissue (= typical position). In *Tubulanus annulatus* Montague, 1804 and other paleonemerteans, gland cells of the same cell types occur both in the typical position and in the proximal part of the preseptal epidermis and rhynchodaeal wall. The cephalic gland has been described as lacking in several paleonemerteans (e. g. *Tubulanus theeli* (Bergendal, 1902), *Carinina arenaria* Hylbom, 1957 and *C. coei* Hylbom, 1957) but these species possess cephalic gland cells restricted to the epidermis and rhynchodaeal wall. From this and other results it is concluded that the cephalic gland may also occur in the epidermis and rhynchodaeal wall in the nemertean stem species.

Key words. Nemertini, Paleonemertini, anatomy, cephalic gland, epidermis, rhynchodaeal wall.

Introduction

The cephalic gland in nemerteans is variable in several respects (in cytological and functional aspects as well as position; Bürger 1895, Ferraris 1979a, b, 1985, Gontcharoff & Lechenault 1966, Moore & Gibson 1985, Pantin 1969). Traditionally this gland is described as being restricted to the preseptal area (in several hoplonemerteans and perhaps in some heteronemerteans it extends behind the septum) lying procimally to the body wall and distally to the rhynchodaeal wall (Bürger 1895). It discharges its substances either into the vascular system or to the exterior (Ferraris 1985). In the second case it opens either via a frontal organ or "through independent ducts connecting directly with the epidermal surface" (Gibson & Moore 1976: 190).

Only very few papers mention a possible position of the cephalic gland in the epidermis and/or rhynchodaeal wall. These papers are first of all Friedrich (1936) for *Tubulanus borealis* Friedrich, 1936, Müller (1965) for *Carinina heterosoma* Müller, 1965 and Bergendal (1902a) for *Callinera buergeri* Bergendal, 1900. This is somewhat surprising, since the cephalic gland can be seen as an epidermal derivative (Wijnhoff 1910), like the rhynchodaeal wall (Stiasny-Wijnhoff 1923).

The present paper focuses on the question of whether an epidermal and rhynchodaeal position of the cephalic gland in nemerteans is as rare as assumed in the literature. Some conclusions on the nemertean stem species are added.

Material and Methods

Specimens of the following species have been studied: type material of *Carinina arenaria* Hylbom, 1957, *C. coei* Hylbom, 1957 and *Cephalotrix arenaria* Hylbom, 1957 (transverse sections and complete specimens; see Hylbom (1957) for details on all three species), series of transverse and longitudinal sections of *Callinera buergeri* Bergendal, 1900 and *Tubulanus* *theeli* (Bergendal, 1902) (transverse sections only), belonging to the Museum of Natural History Stockholm (Sweden), *T. annulatus* Montague, 1804, *Cephalotrix* sp. (deposited with the private collection of the author, collected by the author at the coast of Croatia near Rovinj), *C. rufifrons* Johnston, 1837, *C. linearis* (Rathke, 1799) and *Hubrechtella globocystica* Senz, 1993.

Histological studies have been carried out on 7 μm, 8 μm and 10 μm sections of individuals embedded in paraplast and stained by Azan-, Kernechtrot-Pikroindigokarmin- and Haematoxylin-Eosin-methods.

Results

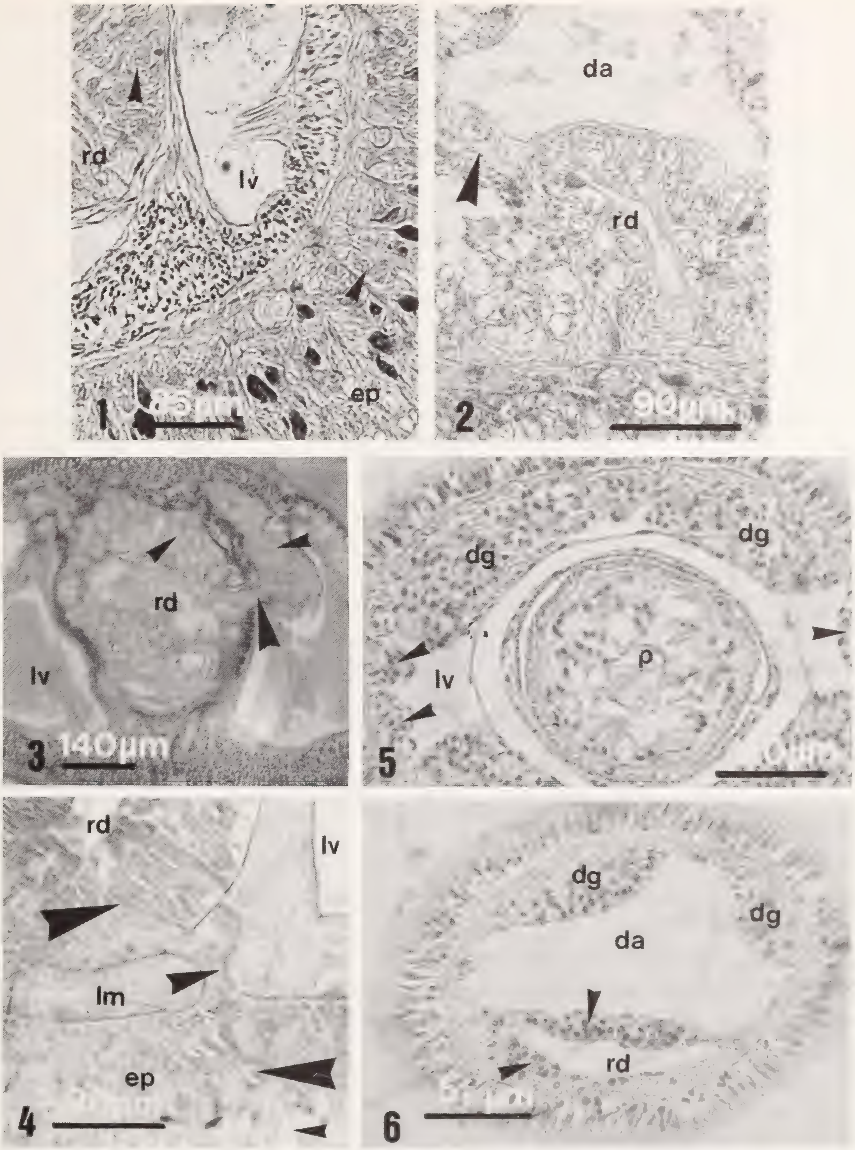
In *Carinina arenaria* and *C. coei* (Paleonemertini) no cephalic gland occurs in the typical position (Hylbom 1957, Senz 1993a). Nevertheless, there are large acidophilic gland cells containing a finely granulated secretion (= type 1 gland cell) in the proximal part of the epidermis in the preseptal area and in the rhynchodaeal wall (Fig. 1).

Within *Tubulanus* Renier, 1804 (Paleonemertini) extremely different arrangements of the cephalic gland occur:

One of the cephalic gland cell types in *T. annulatus* corresponds to type 1 as described for *Carinina* Hubrecht, 1885. These cells form large packages between the branches of the vascular system (Fig. 3). Cells belonging to the same type occur in the rhynchodaeal wall too, and become the dominant cell type of its lining epithelium in the posterior part of the rhynchodaeum. These rhynchodaeal gland cells are interconnected with the cells in typical position at several places (Fig. 3). In the anterior preseptal area the cephalic gland in typical position consists mainly of other cell types (see Senz 1993a). Cells belonging to these cell types occur in the proximal part of the preseptal epidermis and in the rhynchodaeal wall as well. These rhynchodaeal cephalic gland-like cells and those in the typical position are once more interconnected with each other at several places (Fig. 2). Thus, the exact border of the rhynchodaeal wall is not clearly detectable everywhere (Fig. 2).

In *Tubulanus theeli* no cephalic gland occurs in the typical position (for general arrangement of the preseptal area see Bergendal 1902b and Senz 1993a). The rhynchodaeal wall (not its posterior part) and the proximal part of the epidermis are densely packed with cells similar to type 1 cells of *Carinina* and *T. annulatus.* At several places, both gland cell packages are interconnected with each other by narrow strands ("bridges") of gland cells belonging to the same type (Fig. 4).

Fig. 1: *Carinina coei* Hylbom, 1957: Transverse section through the preseptal area; arrowheads indicating cephalic gland cells in the rhynchodaeal wall and epidermis; ep — epidermis, lv — lateral vessel, rd — rhynchodaeum. Fig. 2: *Tubulanus annulatus* Montague, 1804: Transverse section through the preseptal area; arrowhead indicating cephalic gland packages in typical position interconnected with cephalic gland cells in the rhynchodaeal wall; da — dorsal commissure of the vascular system, rd — rhynchodaeum. Fig. 3: *T. annulatus* Montague, 1804: Transverse section through the preseptal area; small arrowheads indicating cephalic gland packages, large arrowhead indicating junction between these packages; lv — lateral vessel, rd — rhynchodaeum. Fig. 4: *T. theeli* Bergendal, 1902: Transverse section through the preseptal area; small arrowhead indicating distal epidermal area, possessing no cephalic gland cells, large arrowhead indicating junction between cephalic gland packages in the epidermis and the



rhynchodaeal wall (which are indicated by medium-sized arrowheads); ep — epidermis, lm — longitudinal musculature, lv — lateral vessel, rd — rhynchodaeum. Fig. 5: *Cephalotrix* sp.: Transverse section through the posterior preseptal area; arrowheads indicating cephalic gland packages interconnecting the dorsal and ventral packages of the cephalic gland; dg — dorsal package of the cephalic gland, lv — lateral vessel, p — proboscis. Fig. 6: *Cephalotrix* sp.: Transverse section through the anterior preseptal area; arrowheads indicating cephalic gland packages in the rhynchodaeal wall; da — dorsal commissure of the vascular system, dg — dorsal package of the cephalic gland, rd — rhynchodaeum.

Most cephalotricid nemerteans (Paleonemertini) possess a cephalic gland consisting of one dorso- and one ventrolateral pair of cephalic gland cell packages (Wijnhoff 1910). At its anterior end the ventrolateral pair forms one undivided complex in several species (e. g. *Cephalotrix linearis* (Rathke, 1799); pers. obs.), lying adjacent to the rhynchodaeal opening (Senz 1993a). In *Procephalotrix adriatica* Senz, 1993 and *Cephalotrix rufifrons* Johnston, 1837 gland cells of the cephalic gland type occur in the rhynchodaeal wall at the rhynchodaeal opening (Senz 1993a). In the specimen of *Cephalotrix* sp. (incomplete specimen, no species diagnosis possible) examined by the author, this ventral cell complex occurs also in the wall of the anterior part of the rhynchodaeum (Fig. 6). Behind this the gland leaves the rhynchodaeal wall, which becomes totally non-glandular, and both gland packages of one side of the body are interconnected with each other at irregular intervals (Fig. 5). In *Cephalotrix arenaria* the cephalic gland forms a three-dimensional network rather than four distinct packages (see Senz 1993a). Furthermore the cephalic gland is also part of the rhynchodaeal wall for most of its length.

Discussion

The cephalic gland is part of the rhynchodaeal wall and the epidermis in *Tubulanus annulatus*, since these organs possess gland cells which belong to the same cell types as those cells forming the cephalic gland in typical position. Furthermore, all these gland packages are interconnected with each other. Taking this into account, the cephalic gland in *T. annulatus* forms a three-dimensional network, traversing the preseptal body. In *T. theeli* the arrangement in the epidermis and the rhynchodaeal wall is similar to *T. annulatus*, although there is no cephalic gland in the typical position (except for the cell "bridges" mentioned above). Thus, in contrast to traditional descriptions, the cephalic gland in this species is not absent, but restricted to the epidermis and rhynchodaeal wall.

The cephalic gland seems to be part of the rhynchodaeal wall and/or epidermis at least in most of the *Carinina* and *Tubulanus* species. Yamaoka (1940) describes the cephalic gland in the typical position in *Tubulanus eozensis* Yamaoka, 1940, without mentioning a possible occurrence in the rhynchodaeal wall. Nevertheless, Yamaoka's Fig. 4 shows that the cephalic gland belongs to this organ as well, since there are gland cells of the same type drawn in into the rhynchodaeal wall and in the typical position. The same is true for (cf.) Coe's (1901) description of *Tubulanus rubra* Coe, 1901.

Within cephalotricid nemerteans the cephalic gland forms a three-dimensional network, which is part of the rhynchodaeal wall too, predominantly in *Cephalotrix arenaria* (see above). In most of the remaining (valid) species (for exceptions see above) this gland is restricted to the typical position.

The cephalotricid nemerteans are similar to *Callinera* Bergendal, 1900 (Paleonemertini) in possessing a cephalic gland which is intermingled with nervous tissue (Wijnhoff 1910). For *Callinera*, this neuroglandular complex is described in detail by Bergendal (1902a). Due to this study (especially Bergendal 1902a: Figs 6—8) and pers. obs. the cephalic gland occurs in the rhynchodaeal wall too, for the same reasons as in *Tubulanus annulatus*. This part of the cephalic gland and the one in typical position are once more interconnected with each other by glandular "bridges". Bergendal (1902a) focuses on a possible occurrence of the cephalic gland in the rhynchodaeal wall, but without deciding this question.

In *Hubrechtella globocystica* Senz, 1993 (Paleonemertini) a similar situation obtains, with the neuroglandular complex of the body wall corresponding to a cephalic gland intermingled with nervous tissue (see Senz 1993a for *H. globocystica* and Gibson 1979a, b, Hylbom 1957 and Senz 1992a for general arrangement in the genus *Hubrechtella* Bergendal, 1902). There is at least one further hubrechtid genus, namely *Tetramys* Iwata, 1957, having a network-like cephalic gland, which is part of the rhynchodaeal wall too. This is strongly indicated by Iwata's fig. 1 (1957), although no detailed information is given in the text.

Thus, the cephalic gland is part of the epidermis and/or rhynchodaeal wall in most paleonemerteans. Figure 7 of the present paper demonstrates five types of arrangement of the cephalic gland found in nemerteans (except for the heteronemerteans, see below). The arrangement shown in figure 7.1. (cephalic gland in the typical position only) is very unusual in paleonemerteans, but (at least) characteristic for the hoplonemerteans. As far as can be concluded from the literature, the only known hoplonemerteans with the cephalic gland occurring also in the rhynchodaeal wall are *Tetrastemma angulatus* Senz, 1993 and *T. cruciatus* Senz, 1933 (Senz 1993b). The situation within the heteronemerteans (no cephalic gland in the epidermis and the rhynchodaeal wall) is without question apomorphic, since the cephalic gland lies in the outer longitudinal muscle layer of the body wall, an apomorphic character of this taxon (Senz 1992b). Only very few exceptions are known so far, e. g. postseptal area in *Lineus lacteus* (Grube, 1855) and *Pseudobaseodiscus nonsulcatus* Senz, 1993 (see Senz 1993a for details).

Seemingly the typical position of the cephalic gland can be interpreted in terms of to what extent epidermal and rhynchodaeal gland cells became transferred proximally in phylogenesis, comparable to the situation in several turbellarians (see e. g. Ehlers 1985). But, this view is somewhat artifical. Although probably not wrong, it is misleading, since it underestimates two circumstances: 1) the phylogenetic origin of the preseptal area (which includes the cephalic gland) itself; 2) at least in cephalotricid nemerteans a direct contact between the cephalic gland and the vascular system is of importance for functional reasons (see Ferraris 1979a, b, 1985: 73: "In this regard *Procephalotrix spiralis* . . . is the only species, to date, to which a neuroendocrine function for the cephalic gland may be ascribed.").

Taking all this into account, an epidermal and rhynchodaeal position of the cephalic gland in the nemertean stem species becomes probable to a considerable degree. This view can be substantiated by the epidermal origin of the cephalic gland (Wijnhoff 1910). Whether the cephalic gland in the nemertean stem species forms a three-dimensional network as in (e. g.) *Tubulanus annulatus*, or is restricted to the epidermis and rhynchodaeal wall as in (e. g.) *Carinina arenaria* and *Tubulanus theeli*, is a complex problem, which cannot be decided within the scope of the present paper but will be discussed in a separate one.

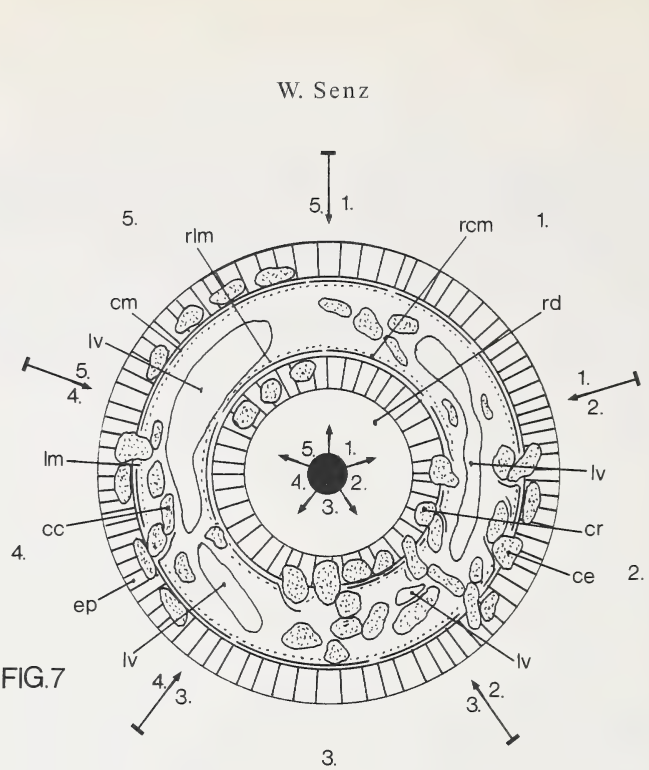


FIG.7

Fig. 7: Schematic presentation of observed arrangements of the cephalic gland in nemerteans (excluding heteronemerteans). Sector 1: Cephalic gland restricted to the typical position; Sector 2: Cephalic gland present in the typical position as well as rhynchodaeal wall and epidermis (proximal part); Sector 3: Cephalic gland present in the typical position and the rhynchodaeal wall; Sector 4: Cephalic gland present in the typical position and the epidermis (proximal part); Sector 5: Cephalic gland present in the epidermis (proximal part) and rhynchodaeal wall solely; cc — cephalic gland package in typical position, ce — cephalic gland package in the epidermis, cm — circular muscle layer of the body wall, cr — cephalic gland package in the rhynchodaeal wall, ep — epidermis, lm — longitudinal muscle layer of the body wall, lv — lateral vessel, rcm — rhynchodaeal circular musculature, rd — rhynchodaeum, rlm — rhynchodaeal longitudinal musculature.

Acknowledgements

I am very grateful to Dr. J. Moore (Cambridge) and Prof. Dr. L. v. Salvini-Plawen (Vienna) for reading and criticing drafts of the manuscript in a most helpful way. I also thank the staff of the Museum of Natural History Stockholm (Sweden) for providing me with the *Carinina*, *Callinera*, *Tubulanus theeli* and *Cephalotrix arenaria* material.

Zusammenfassung

In den meisten Paleonemertinen ist die Kopfdrüse nicht auf den Bereich zwischen der Körperwand und dem Rhynchodaeum beschränkt, sondern tritt auch in der preseptalen Epidermis (proximaler Bereich) und der Rhynchodealwand auf. Bei einigen Arten (z. B. *Carinina arenaria* und *Tubulanus theeli*) ist die Kopfdrüse sogar auf diese Organe beschränkt. Von den übrigen Nemertinen (Heteronemertini und Enopla) ist dies zumindest (abgesehen von zwei Hoplonemertinen-Arten) nicht bekannt. Dies, wie auch der Umstand, daß die Kopfdrüse

stammesgeschichtlich von abgesunkenen Epidermaldrüsen abzuleiten ist, läßt den Schluß zu, daß die Kopfdrüse wahrscheinlich auch bei der Nemertinen-Stammart in der Epidermis und der Rhynchodealwand (selbst ein Epidermisderivat) aufgetreten ist, vielleicht auch auf diese beschränkt ist.

References

Bergendal, D. (1902a): Über die Nemertinengattung *Callinera* Bergendal. — V. Int. Zool. Kongr. Berlin 1901: 739—749.

Bergendal, D. (1902b): Zur Kenntnis der nordischen Nemertinen. — Bergens Mus. Aarbok. 4: 3—22.

Bürger, O. (1895): Die Nemertinen des Golfes von Neapel. — Fauna und Flora des Golfes von Neapel 22: 1—743.

Coe, W. R. (1901): Papers from the Harriman Alaska Expedition. XX. Nemerteans. — Proc. Wash. Acad. Sci. 3: 1—110.

Ehlers, U. (1985): Das phylogenetische System der Plathelminthes. — Akad. Wiss. Lit. Mainz und G. Fischer Verlag Stuttgart.

Ferraris, J. D. (1979a): Histological study of cephalic glands in selected nemertina. — Trans. Amer. Mic. Soc. 98: 437—446.

Ferraris, J. D. (1979b): Histological study of secretory structures of nemerteans subjected to stress. III. Cephalic glands. — Gen. Comp. Endocrinol. 39: 451—466.

Ferraris, J. D. (1985): Putative neuroendocrine devices in the Nemertina — An overview of structure and function. — Amer. Zool. 25: 73—85.

Friedrich, H. (1936): Einige Bemerkungen zur Anatomie von *Tubulanus borealis* n. sp., einer neuen Paleonemertine aus der Nordsee. — Zool. Anz. 116: 101—108.

Gibson, R. (1979a): Nemerteans of the Great Barrier Reef. 1. Anopla Paleonemertea. — Zool. J. Linn. Soc. 65: 305—337.

Gibson, R. (1979b): *Hubrechtella malabarensis* sp. nov. (Paleonemertea: Hubrechtidae), a new Nemertean from Australia. — Zool. Anz. 202: 119—131.

Gibson, R. & J. Moore (1976): Freshwater nemerteans. — Zool. J. Linn. Soc. 58: 177—218.

Gontcharoff, M. & H. Lechenault (1966): Ultrastructure et histochemie des glandes sous épidermiques chez *Lineus ruber* et *Lineus viridis*. — Histochemie 6: 320—335.

Hylbom, R. (1957): Studies on paleonemerteans of the Gullmar Fiord area (West coast of Sweden). — Ark. Zool. 10: 539—582.

Iwata, F. (1957): Nemerteans from Sagami Bay. — Publs. Akkeshi Mar. Biol. Stn. 7: 1—31.

Moore, J. & R. Gibson (1985): The evolution and comparative physiology of terrestrial and freshwater nemerteans. — Biol. Rev. 60: 257—312.

Müller, G. (1965): *Carinina heterosoma* n. sp. si citeva consideratii asupra genului carinina (Vermes, Paleonemertini). — Hidrobiologia 6: 243—257.

Pantin, C. F. A. (1969): The genus *Geonemertes*. — Bull. Br. Mus. nat. Hist. 18: 263—310.

Senz, W. (1992a): *Hubrechtella atypica* sp. n. (Nemertini: Paleonemertini). — Zool. Anz. 229: 185—190.

Senz, W. (1992b): The phylogenetic origin of the heteronemertean (Nemertini) outer longitudinal muscle layer and dermis. — Zool. Anz. 228: 91—96.

Senz, W. (1993a): Nemertinen europäischer Küstenbereiche (nebst ergänzenden Angaben zur Anatomie von *Apatronemertes albimaculosa* Wilfert & Gibson, 1974). — Annln. naturh. Mus. Wien 94/95 B: 47—145.

Senz, W. (1993b): New nemerteans from Scilly Island (Great Britain). — Annln. naturh. Mus. Wien 94/95 B: 147—166.

Stiasny-Wijnhoff, G. (1923): Die Entstehung des Kopfes bei den Nemertinen. — Acta Zool. (Stockh.) 4: 223—240.

Stiasny-Wijnhoff, G. (1936): Die Polystilifera der Siboga-Expedition. — Siboga-Exped. XXII. Monogr. 1—214.

Wijnhoff, G. (1910): Die Gattung *Cephalotrix* und ihre Bedeutung für die Systematik der Nemertinen. A. Anatomischer Teil. — Zool. Jb. Anat. Ontog. 30: 427—534.

Yamaoka, T. (1940): The fauna of Akkeshi Bay. IX. Nemertini. — J. Fac. Sci. Hokk. Univ. Ser. 6 Zool. 7: 206—258.

Dr. W. Senz, Zoological Institute, University of Vienna, Althanstraße 14, A-1090 Vienna, Austria.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 1	S. 87—88	Bonn, April 1994

Buchbesprechungen

Tischler, W. (1993): *Einführung in die Ökologie.* 4. stark veränderte und erweiterte Auflage, 528 S., 172 Abb. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena und New York.

Ein Klassiker unter den deutschsprachigen Ökologie-Lehrbüchern, eine leicht verständliche und anschauliche Einführung. Das komplexe Thema wird nach wie vor in zwei Teilen behandelt: „Allgemeine Ökologie" und „Spezielle Ökologie". Letztere hat der Autor bewußt gestärkt und zum Schwerpunkt seines Buches gemacht. Es nimmt nun ⅗ des Umfangs ein.

Die „Allgemeine Ökologie" wird durch eine Erläuterung wichtiger Fachbegriffe eingeleitet. Es folgen Kapitel über Umweltbedingungen und deren Einfluß auf verschiedene Lebensvorgänge, dann über Adaptionen und Überlebensstrategien biologischer Organismen als Anpassung an ihre jeweilige Umwelt und schließlich über Antibiosen und Symbiosen, die Wechselwirkungen und Abhängigkeiten zwischen verschiedenen Organismen charakterisieren. Der Sprung auf das Populationsniveau mit Schwerpunkt auf der sog. Bevölkerungsdynamik, auch unter Berücksichtigung von Feindbeziehungen, intra- sowie interspezifischer Konkurrenz und ein Kapitel über Ökosysteme mit produktionsbiologischen Aspekten runden den allgemeinen Teil ab.

In der „Speziellen Zoologie" offenbart sich die Stärke des Buches. Anschaulich vermittelt der Autor ökologische Charakteristika unserer Lebensräume mit „plastischen" Beispielen. Dabei beschränkt er sich nicht nur auf die natürlichen Lebensräume der Erde wie Meer und Brackgewässer, Meeresküsten, limnische Lebensräume und die vielen terrestrischen Waldtypen, Trocken- und Kältelandschaften. Vielmehr werden auch anthropogen beeinflußte Areale gleichwertig behandelt. So sind der Ökologie der Agrar- und der Urbanlandschaft mit all ihren angewandten Facetten je ein Kapitel gewidmet.

Dieses Lehrbuch kann ich Studenten, angehenden Ökologen und Biologielehrern bestens empfehlen. Es wirbt für ein praktisches Verständnis ökologischer Zusammenhänge und ist aufgrund der guten Lesbarkeit auch für ökologisch interessierte Laien geeignet.

K.-H. Lampe

Horáček, I. & V. Vohralík, Eds. (1993): *Prague Studies in Mammalogy. Collection of papers dedicated to Prof. Dr. Vladimír Hanák on occasion of his 60th birthday.* 246 pp. Karolinum-Charles University Press, Praha.

Diese Festschrift ist, wie der Nebentitel ausweist, dem Prager Säugetierforscher Vladimír Hanák gewidmet. Sie enthält außer einer biografischen Würdigung des Jubilars 30 Beiträge, die von 47 Autoren aus 12 Ländern geschrieben wurden. In 22 Arbeiten über Fledermäuse und 8 weiteren über Nagetiere, Musteliden und Einhufer werden folgende Themen behandelt: Faunistik, Systematik, Chromosomen, Morphologie, Biologie, Ökologie, Echoortung, Physiologie und Verhalten. Die meisten Beiträge sind interessant und von hoher Qualität. Das Layout wurde von den beiden Herausgebern ansprechend gestaltet; ihnen ist auch der Taxon-Index am Schluß des Bandes zu verdanken, der die Orientierung sehr erleichtert.

Diese Festschrift dokumentiert auch ein Stück europäischer Geschichte. Hanák gehört zu der Generation, die die Nazi-Invasion und den 2. Weltkrieg als Kind miterleben mußte und die später in der Tschechoslowakei unter einem anderen politischen System gelitten hat. Sein von aufrechter Gesinnung geprägter Werdegang wird von den Herausgebern einfühlsam dokumentiert. Unter solchen schwierigen Rahmenbedingungen gelang es Forschern wie Hanák, Hanzák und Kratochvíl nach dem Kriege, eine Säugetierforschung in der Tschechoslowakei zu etablieren, die auf europäischer und internationaler Ebene verwurzelt ist und die weltweite Anerkennung fand. Die Festschrift spiegelt das deutlich wider. Säugetierkundler und Fachbibliotheken sollten sich das Werk, das zudem ernorm preiswert ist, unbedingt anschaffen.

W. Hutterer

The Russian Journal of Ornithology, Vol. 1, No. 1, 1992.

A new ornithological journal has been established in St. Petersburg, of which the first issue is now available. The blue cover shows a swallow darting over a water surface from east to west. The 122 pages contain 8 main articles plus sections for short communications, reviews, and chronicles. All papers are written in Russian language, and an English abstract is provided for main articles. The first issue covers a wide range of topics, from Mesozoic and Paleogene birds of the former USSR (L. A. Nessov, with descriptions of 1 new family, 2 new genera, and 3 new species of fossil birds), a new hypothesis for bird origin (E. A. Irisov), circadian activity in chaffinchs (V. P. Dyachenko), variation and evolution of wing-shape in swallow (E. I. Gavrilov) and sand martin (A. N. Tsvelyk), population structure in the pied flycatcher and the great tit (V. G. Vysotsky & G. A. Valkjunas), commensalism in winter feeding relationships between tits and red squirrels (A. V. Bardin & O. M. Bogodjash), and the influence of nest site characteristics on the breding success in the chaffich (V. A. Payevsky).

Editorial inquiries should be sent to A. V. Bardin, Post Box 453, 199034, St. Petersburg, Russia. subscription orders outside Russia may be sent to E. Potapov, c/o EGI, Dept. of Zoology, South Parks Road, Oxford OX1 3PS, U. K.

R. Hutterer

Böhme, W. & H.-G. Horn, Eds. (1991): *Advances in monitor research.* Mertensiella 2, 266 pp. Deutsche Gesellschaft für Herpetologie und Terrarienkunde e. V., Bonn.

In diesem Band über „Fortschritte der Waranforschung" sind 22 Arbeiten versammelt, von denen die meisten im September 1989 während eines internationalen Symposiums im Museum Koenig in Bonn vorgetragen wurden. Das Spektrum der behandelten Themen reicht von der Phylogenie der Varanidae über autökologische Studien bis hin zur Parasitologie. Als nur ein Beispiel sei die umfangreichste Arbeit (54 S.) des Bandes genannt. Darin werden Tagebuchaufzeichnungen über die Biologie des Monitorwarans, die der Lehrer Alfred Brown (1834—1920) in Südafrika in seiner Freizeit anstellte, von W. R. Branch ausgewertet; ein bemerkenswertes Beispiel dafür, wie Archivquellen für aktuelle biologische Fragestellungen genutzt werden können. Für alle an dieser Reptiliengruppe Interessierten wird der Tagungsband wohl künftig zur Pflichtlektüre gehören.

R. Hutterer

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D 53113 Bonn.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&" an Stelle von „und". Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.
Eisentraut, M. & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.
Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

[English version in the next number]

Bonner zoologische Beiträge
Band 45, Heft 1, 1994

INHALT

The taxonomy of blind moles (*Talpa caeca* and *T. stankovici*, Insectivora, Mammalia) from south-eastern Europe
B. Kryštufek ... 1

A study of the baculum in the genus *Nycteris* (Mammalia, Chiroptera, Nycteridae) with consideration of its taxonomic importance
N. M. Thomas, D. L. Harrison & P. J. J. Bates ... 17

Sozialrufe männlicher Abendsegler (*Nyctalus noctula*)
R. Weid ... 33

Geographic variation in the spring diet of *Falco tinnunculus* L. on the islands of Fuerteventura and El Hierro (Canary Islands)
J. Carillo, E. C. Hernández, M. Nogales, G. Delgado, R. García & T. Ramos ... 39

The systematic position of the Common Adder, *Vipera berus* (L.) (Reptilia, Viperidae), in North Korea and adjacent regions
G. Nilson, C. Andrén & Z. Szyndlar ... 49

***Sphenomorphus aquaticus* Malkmus, 1991, a junior synonym of *Tropidophorus beccarii* (Peters, 1871) (Reptilia: Squamata: Scincidae)**
T. Hikida & H. Ota ... 57

A new lizard from Iran, *Eremias* (*Eremias*) *lalezharica* sp. n. (Reptilia: Lacertilia: Lacertidae)
J. Moravec ... 61

Notes on the morphology of some little known species of the genus *Idaea* Treitschke, 1825 in the Middle East (Lepidoptera: Geomitridae, Sterrhinae)
A. Hausmann ... 67

On the occurrence of the cephalic gland in the epidermis and rhynchodaeal wall in nemerteans
W. Senz ... 79

Buchbesprechungen ... 87

This journal is printed on acid-free paper.

E

2 z

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

SMITHSONIAN
JAN 1 [illegible] 1995
LIBRARIES

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Band 45, Heft 2, 1994 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 22,50 DM je Heft bzw. 90,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 53111 Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 2	S. 89—98	Bonn, Oktober 1994

The Indian fruit bat *Latidens salimalii* Thonglongya, 1972 (Chiroptera: Pteropodidae) rediscovered in southern India

Paul J. J. Bates, David L. Harrison, Nikky M. Thomas & Manoj Muni

Abstract. Six specimens of *Latidens salimalii* were collected in April 1993 in the High Wavy Mountains, Tamil Nadu, India. Previously, this species was known only from the holotype which was collected in 1948. A description of the external, cranial, dental and bacular characters is included.

Key words. Mammalia, Megachiroptera, India, taxonomy, *Latidens salimalii.*

Introduction

On 11 June 1948, Angus Hutton collected a fruit bat from the High Wavy Mountains, Madurai District, southern India. Believing it to be *Cynopterus sphinx*, a common species throughout much of the Indian subcontinent, he took only a single specimen and simply noted that it was "the commonest bat in the hills where it is often seen in the evenings, flitting about the edge of the jungle . . ."(Hutton 1949). It was placed in the collection of the Bombay Natural History Society. On 21 November 1970, the specimen was reexamined by Kitty Thonglongya and was found to represent not only a new species but also a new genus endemic to southern India. It was subsequently described and named *Latidens salimalii* Thonglongya, 1972 on account of its broad cheekteeth and in honour of the distinguished Indian ornithologist Dr Salim Ali. No subsequent attempts were made to assess the status of this indigenous bat and until recently it was only known by the holotype, skin and skull, (Corbet & Hill 1992; Mickleburgh et al. 1992).

In April 1993, Mr Manoj Muni of the Bombay Natural History Society and Miss Nikky Thomas of the Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, visited the High Wavy Mountains to undertake a preliminary survey of the bat fauna. They collected six specimens of *Latidens salimalii*, which are here described.

Material

All six specimens of *Latidens salimalii* were collected on 8 April at Yeni Kodai Cave which is situated on the Kardama Coffee Estate, Megamalai, Tamil Nadu (approx. 09 ° 50' N 77 ° 24' E). The measurements of the specimens, five males and one female, and those of the holotype, thought to be a male, (Thonglongya 1972) are given below (Table 1). Four of the recent specimens have been preserved in spirit, with their skulls extracted; two have been prepared as skins and skulls. Currently, three (MM221/222/223) are held in the collection of the Bombay Natural History Society and three (MM224/225/226) at the Harrison Zoological Museum.

Diagnosis

A medium sized fruit bat comparable in size to *Cynopterus sphinx* (Vahl, 1797) but with no external tail. Muzzle typically Cynopterine with deep emargination between the two projecting nostrils (Plate I). Pelage short and soft; dark brown to black, lightly grizzled with pale hairs between the eyes and on the anterior cheeks; grizzling varies in intensity, being more or less pronounced on the shoulders and throughout the dorsal aspect; there is an indistinct rosette of hairs on the upper shoulder. An infusion of chestnut hairs is present on the posterior back, flanks above the wings and on the elbows and forearms; upper wing virtually devoid of hairs. Hairs present to the edge of the short interfemoral membrane, above and below. Hairs on chest and belly are short; pelage on chin and neck particularly sparse. Wings black throughout; fingers dark above, slightly paler below. Pale buffy hairs present on underside of plagiopatagium, from a line joining knee to outer border of elbow. Ears dark throughout; the tips narrowly rounded. Claws of feet characteristically ivory coloured.

Skull (Plate II) with shortened rostrum, short postorbital processes and without postorbital foramina. Temporal ridges ill defined, usually extend separately as far as lambda. Lambdoid crests well defined. Interorbital and postorbital regions relatively wide; infraorbital and lachrymal foramina large. Palate narrow anteriorly, broad at a level between posterior cheekteeth and with a considerable postdental extension. Thirteen palatal ridges; anterior four are undivided, fifth to twelfth divided and posterior ridge denticulate (Fig. 1). Basioccipital pits well developed. Each half mandible with a relatively slender horizontal ramus; coronoid narrow with tip curved posteriorly.

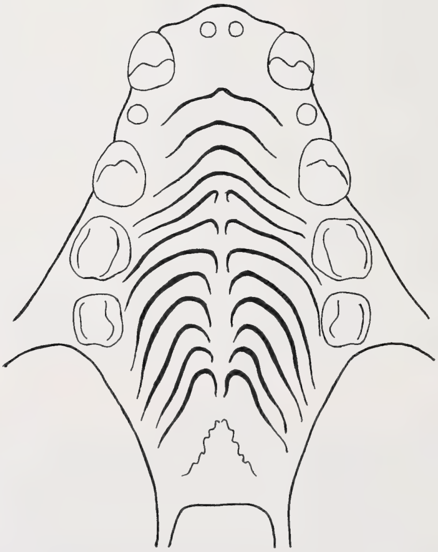


Fig. 1: Palatal ridges of *Latidens salimalii* (MM221). Stereomicroscope drawing by D. L. Harrison.

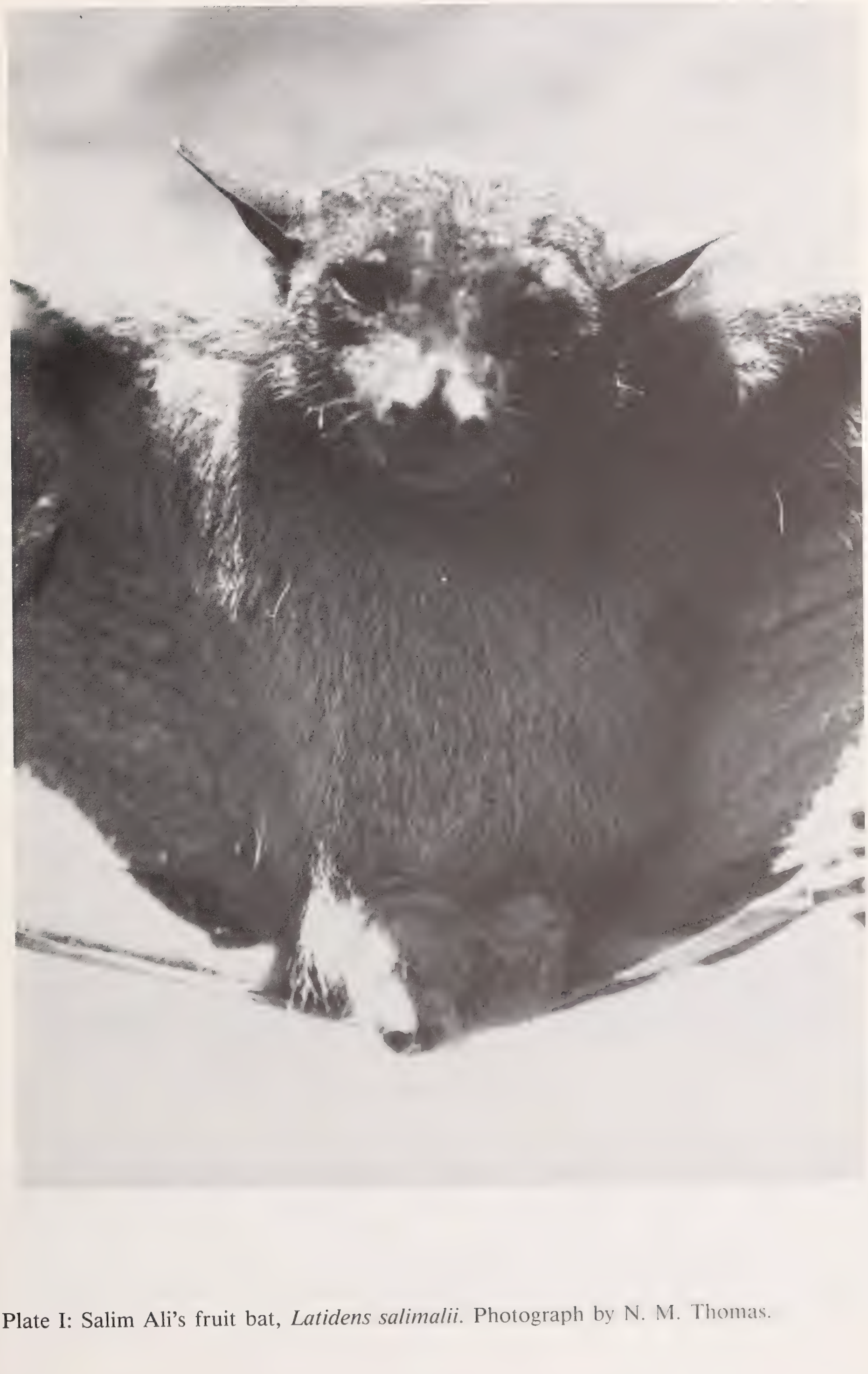


Plate I: Salim Ali's fruit bat, *Latidens salimalii*. Photograph by N. M. Thomas.

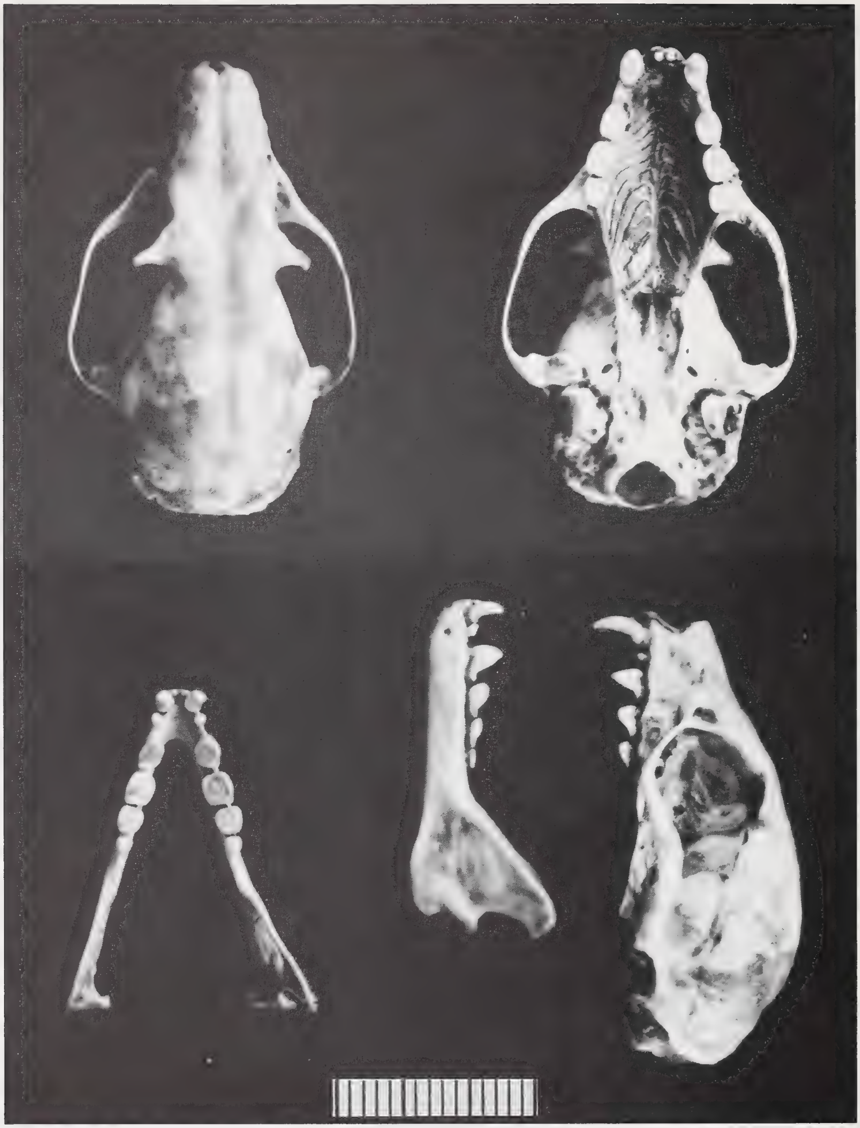
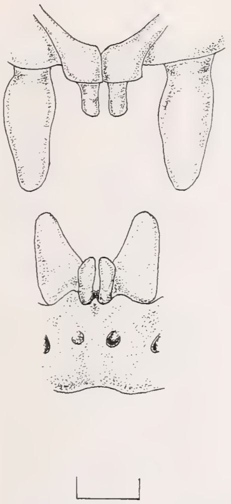


Plate II: Skull of *Latidens salimalii* (MM225). Scale = 15 mm. Photographs by P. J. J. Bates.

Dentition characterised by one pair of upper and lower incisors (Fig. 2). Upper incisor simple and peg-like. Upper canines with faint antero-median groove, but without cingular cusps. Small anterior premolar (PM1) functional; slightly exceeds upper incisor in crown area; situated equidistant from canine and second upper premolar (PM3) (Figs 3 & 4). Upper cheekteeth relatively broad and short in comparison to those of *Cynopterus sphinx*, most noticeable in the third upper premolar



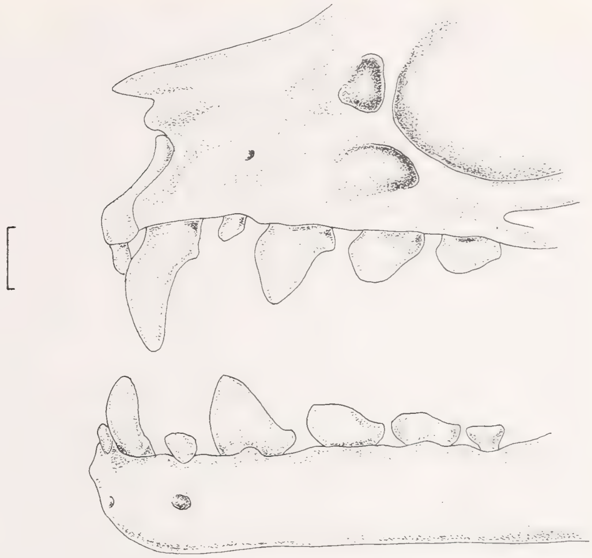
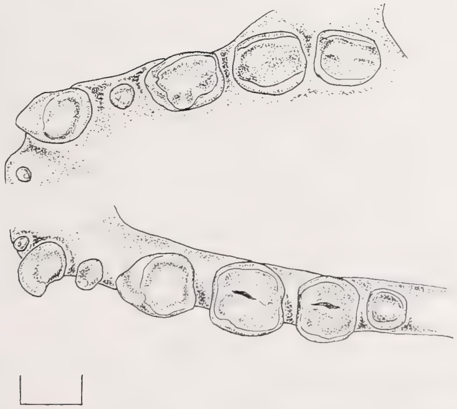


Fig. 2 (left): Anterior dentition of *Latidens salimalii.* Anterior view of upper (MM221) and lower (MM224) incisors and canines.

Fig. 3 (right): Left lateral view of dentition of *Latidens salimalii.* Maxillary and mandibular dentition (MM221).



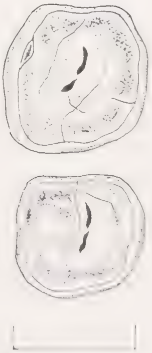


Fig. 4 (left): Occlusal view of left dentition of *Latidens salimalii.* Maxillary (above) and mandibular (below) dentition (MM221).

Fig. 5 (right): Occlusal view of cusps of the left mandibular molars of *Latidens salimalii.* First and second molars (MM224). (Figs 2—5: Scale = 2 mm. Stereomicroscope drawings by D. L. Harrison).

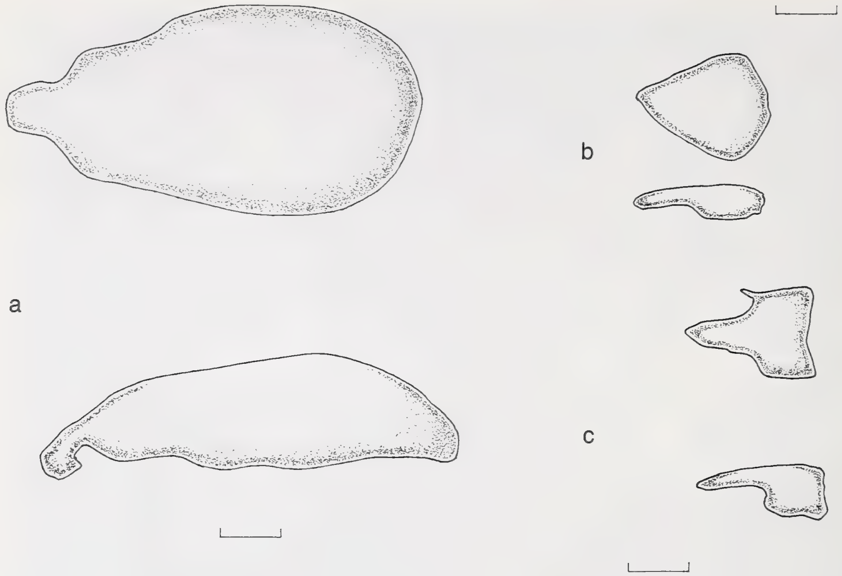


Fig. 6: Bacula of three species of fruit bat; dorsal (above) and lateral (below) views. a: *Latidens salimalii* (MM225). b: *Penthetor lucasi* (HZM.4.7438), Telok Asam, Sarawak. c: *Cynopterus sphinx* (MM.54), Haldwani, UP, India. Scale = 1 mm. Stereomicroscope drawings by N. M. Thomas.

(PM4) and in M1 which does not taper posteriorly. Lower incisor simple and peg-like. Lower canines situated close together, in marked contrast to *Cynopterus.* Small anterior premolar (pm1) smaller in crown area that that of *C. sphinx*, consequently larger gap between it and second lower premolar (pm3). Posterior cheekteeth all massive, with second lower premolar (pm3) very heavy and with large anterior cusp; third premolar (pm4) is molariform in structure, almost square in outline and with a low elevation in the central valley which fissures with wear (Fig. 5). m1 is smaller but otherwise similar in structure to pm4. m2 less reduced than in *C. sphinx* and with a more squarish outline; exceeds first premolar (pm1) in crown area. The dental formula used above follows the interpretation of Andersen (1912, page xxvii) for the Cynopterine section.

Baculum relatively massive; shaft ovoid and dome-shaped with a hollowed out ventral surface; tip small with a ventrally hooked projection. In Fig. 6, it is compared with *Cynopterus sphinx* and *Penthetor lucasi* (Dobson, 1880), a Cynopterine species which J. E. Hill (in Thonglongya 1972) considered closely related to *Latidens.* In both cases, differentiated not only by its much larger size but also morphology. Baculum of *C. sphinx* has characteristically well developed shoulders and simple unexpanded tip. In *P. lucasi*, general morphology of shaft is comparable to that of *Latidens* but tip is simple, essentially similar to that of *Cynopterus.*

Discussion

The six specimens of *Latidens salimalii* were collected in a broad-leaved montane forest, interspersed with coffee bushes, at an altitude of about 1500 feet (460 metres). They were caught at about 7.30 pm in a 42 foot mist net which was placed over the entrance of a natural cave. The cave, set in a rock face, measured 25 feet (7.7 m) in greatest depth; the entrance was approximately 45 feet (13.8 m) in greatest breadth by about 10 feet (3.1 m) in greatest height; it was screened to one side by bushes. It did not appear to be the diurnal roost of *Latidens* as no individuals were located within the cave prior to nightfall and all the specimens collected were caught as they attempted to enter the cave after dark. Possibly, the cave was used as a resting site during feeding. The diet of *Latidens* is not known. *Penthetor lucasi*, a species with an essentially similar dentition is known to feed on a wide variety of hard fruits and seeds from forest trees (Mickleburgh et al. 1992) and likewise *Thoopterus nigrescens* (Gray, 1871) has been observed feeding on wild figs (Bergmans & Rozendaal 1988). Nothing is known of the breeding biology of *Latidens*. Of the two male specimens examined, both had testes measuring 9.5 mm. The status of the species is still unclear. It is thought that the large number of bats seen flying near the cave during the evening were also *Latidens* but this is not proven. It was reported that the local estate workers collected bats from the vicinity of the cave on an intermittent basis, using the extracted body oils as a treatment for asthma.

The genus *Latidens* is one of fourteen Asiatic genera that have been placed in the Cynopterine section of the Pteropodidae, (Hill, p. 160 in Mickleburgh et al. 1992). The African genus *Myonycteris* Matschie, 1899 was also placed within this group, although as Andersen (1912) noted it is intermediate between *Rousettus* Gray, 1821 and *Cynopterus* F. Cuvier, 1824, but nearer the latter. *Latidens* would appear to be a specialised member of the Cynopterine section. It exhibits all the characters selected as typical of this group by Andersen (1912), namely: the rostrum is shortened; the basicranial axis of the skull is not deflected downwards; there is a reduction in the cheekteeth, with M2 and m3 absent; the palatal ridges are prominent; the odontoid papillae on the inner aspect of the lips are numerous; there is a reduction in the number of lower incisors; there are no postorbital foramina and the tail is completely suppressed. Hill (in Thonglongya 1972) suggested that *Latidens* is most closely allied to the south-east Asian genus *Penthetor* Andersen, 1912 on account of the general similarity in cheekteeth and to *Thoopterus* Matschie, 1899 on account of similarities in skull morphology. However it differs from all other genera in the Cynopterine section when a suite of characters are considered and the distinctive structure of the baculum may also prove to be an important generic character.

Acknowledgements

This survey was part of a longterm project to assess the status of bats in India. We are most grateful for the support of Mr J. C. Daniel, Dr Samant (Director) and all the staff at the Bombay Natural History Society, and to The Royal Society, London, for their generous financial assistance. We would also like to thank Mr Manohar, Mr Dharmapalan, and all the staff of the High Wavy Tea Estates for their hospitality during our visit and Paula Jenkins, Daphne Hills and Mary Sheridan of the Mammal Section, Natural History Museum, London for their kind co-operation.

Zusammenfassung

Im April 1993 wurden in den High Wavy Mountains, Tamil Nadu, sechs Exemplare des seltenen Indischen Flughundes *Latidens salimalii* gefangen. Die Gattung und Art war zuvor nur von dem 1948 gefundenen Holotypus bekannt. Die äußeren Merkmale sowie die des Schädels, der Zähne und des Baculum werden im Detail beschrieben.

References

Andersen, K. (1912): Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum, 2nd ed. 1: Megachiroptera. — British Museum (Natural History), London.

Bergmans, W. & F. G. Rozendaal (1988): Notes on collections of Fruit bats from Sulawesi and some off-lying islands (Mammalia, Megachiroptera). — Zool. Verh. Leiden 248: 3—74.

Corbet, G. B. & J. E. Hill (1992): The Mammals of the Indomalayan Region: A systematic review. — Natural History Museum Publications & Oxford University Press.

Cuvier, F. (1824): Des dents de mammiferès considerées comme caractères zoologiques. — Strasbourg & Paris: Lerroult.

Dobson, G. E. (1880): Description of a new species of *Cynopterus (Ptenochirus)* from Sarawak. — Annals Mag. nat. Hist. 6: 163—164.

Gray, J. E. (1821): On the natural arrangement of vertebrate animals. — London Med. Reposit. 15: 296—310.

Gray, J. E. (1871): Catalogue of monkeys, lemurs and fruit-eating bats in the collections of the British Museum. — London: British Museum.

Hutton, A. F. (1949): Notes on the snakes and mammals of the High Wavy Mountains, Madura District, South India. — J. Bombay nat. Hist. Soc. 48: 681—694.

Matschie, P. (1899): Die Fledermäuse des Berliner Museums für Naturkunde. 1. Die Megachiroptera. — Berlin.

Mickleburgh, S. P., A. M. Hutson & P. A. Racey (1992): Old World Fruit Bats: An Action Plan for their Conservation. — IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group.

Thonglongya, K. (1972): A new genus and species of fruit bat from South India (Chiroptera: Pteropodidae). — J. Bombay nat. Hist. Soc. 69: 151—158.

Vahl, M. (1797): Beskrivelse paa tre nye Arter Flagermuse. Skrifter Naturh. — Selsk. Kiobenhavn 4: 121—138.

Dr Paul J. J. Bates, Dr David L. Harrison & Miss Nikky M. Thomas, Harrison Zoological Museum, Bowerwood House, St Botolph's Road, Sevenoaks, Kent, TN13 3AQ, UK. — Mr Manoj Muni, Bombay Natural History Society, Shaheed Bhagat Singh Road, Bombay 400 023, India.

Table 1: External, cranial and dental measurements (mm) of *Latidens salimalii.*

Field No:	Holotype	MM221	MM222	MM223	MM224	MM225	MM226	$\overline{x}$	s
Sex:	male?	male	male	female	male	male	male		
Head & body:	—	109	107	109	108	105	102	106.7	2.7
Forearm:	68	66	67	67	69	68	66	67.3	1.1
Fifth metacarpal:	44.1	43.1	44.5	45.3	47.6	45.0	46.4	45.1	1.5
V^1: (first phalanx)	21.5	21.3	21.5	22.8	22.5	21.9	20.8	21.8	0.7
V^2: (second phalanx)	—	21.9	22.5	23.3	24.0	23.0	21.3	22.7	1.0
Fourth metacarpal:	44.4	43.3	46.0	45.6	48.1	45.3	45.3	45.4	1.5
IV^1:	24.5	24.0	25.2	26.7	26.3	25.4	24.9	25.3	1.0
IV^2:	27.0	26.1	26.3	28.4	29.1	25.4	26.5	27.0	1.3
Third metacarpal:	46.2	45.2	48.1	47.0	49.3	48.3	47.5	47.4	1.4
III^1:	31.8	32.1	33.2	33.0	32.3	32.9	32.0	32.5	0.6
III^2:	42.0	41.3	42.4	43.8	44.2	42.4	42.7	42.7	1.0
Second metacarpal:	30.5	30.6	32.1	31.4	32.1	30.4	30.5	31.1	0.8
II^1:	8.5	7.1	9.3	8.7	8.2	7.2	8.7	8.2	0.8
II^2:	6.1	5.0	6.1	5.3	5.1	4.7	5.6	5.4	0.5
First metacarpal:	9.2	7.8	8.8	10.4	9.2	9.9	10.3	9.4	0.9
I^1:	12.1	12.3	9.8	10.0	14.0	10.9	13.0	11.7	1.6
Wingspan:	—	456	466	452	472	472	434	458.7	14.6
Foot:	—	14.0	15.0	8.0	14.5	14.5	14.5	13.4	2.7
Tail:	0	0	0	0	0	0	0	0	—
Ear:	—	15.5	17.0	17.0	18.5	16.5	16.5	16.8	1.0
Tibia:	—	31.1	32.7	31.9	29.4	33.2	31.6	31.7	1.3
Calcar:	—	6.0	5.4	5.6	5.0	6.2	5.2	5.6	0.5
Greatest length of skull:	34.3	32.6	33.8	34.3	34.2	33.7	33.7	33.8	0.6
Condylobasal length:	33.8	31.4	32.6	32.9	33.0	32.1	32.1	32.6	0.8
Zygomatic breadth:	21.3	21.5	22.1	21.4	21.4	21.0	21.3	21.4	0.3
Interorbital constriction:	7.4	7.9	8.0	7.6	7.7	7.2	7.8	7.7	0.3
Postorbital constriction:	7.7	7.9	8.1	7.6	7.8	7.6	7.5	7.7	0.2

Table 1 continued: External, cranial and dental measurements (mm) of *Latidens salimalii*.

Field No:	Holotype	MM221	MM222	MM223	MM224	MM225	MM226	$\overline{x}$	s
Sex:	male?	male	male	female	male	male	male		
Breadth of braincase:	13.7	13.5	14.1	13.7	13.9	13.9	13.7	13.8	0.2
Breadth across canines, C1—C1:	6.1	6.5	6.5	6.7	6.4	6.2	6.6	6.4	0.2
Breadth across molars, M1—M1:	10.8	10.8	10.9	10.6	10.8	10.5	10.6	10.7	0.1
Upper toothrow, C1—M1:	11.3	11.7	11.7	11.8	11.7	11.4	11.6	11.6	0.2
Median palatal length:	18.6	17.6	17.8	18.1	18.3	17.7	17.6	18.0	0.4
Width across hamular processes:	—	5.2	4.8	4.9	5.1	4.8	4.5	4.9	0.2
Mastoid breadth:	—	13.5	13.9	13.2	13.2	13.2	12.6	13.3	0.4
Mandible length:	26.3	24.8	25.7	26.3	26.1	25.6	25.8	25.8	0.5
Lower toothrow, c1—m2:	12.4	12.6	12.5	12.7	12.9	12.5	12.6	12.6	0.2
2nd upper cheektooth (PM3), L:	2.6	2.6	2.5	2.6	2.5	2.5	2.5	2.5	0.1
2nd upper cheektooth (PM3), W:	1.8	2.0	1.9	2.0	1.9	1.9	1.9	1.9	0.1
3rd upper cheektooth (PM4), L:	2.4	2.5	2.4	2.4	2.3	2.7	2.4	2.4	0.1
3rd upper cheektooth (PM4), W:	2.2	2.1	2.0	2.0	1.9	1.9	2.2	2.0	0.1
4th upper cheektooth (M1), L:	2.1	2.1	2.2	2.1	1.9	2.1	1.9	2.1	0.1
4th upper cheektooth (M1), W:	1.7	1.8	1.7	1.7	1.6	1.6	2.0	1.7	0.1
2nd lower cheektooth (pm3), L:	2.5	2.8	2.6	2.7	2.7	2.9	2.5	2.7	0.1
2nd lower cheektooth (pm3), W:	1.9	2.1	1.9	2.0	2.0	1.9	1.9	2.0	0.1
3rd lower cheektooth (pm4), L:	2.5	3.0	2.7	2.6	2.5	2.7	2.4	2.6	0.2
3rd lower cheektooth (pm4), W:	2.2	2.2	2.2	2.3	2.3	2.3	2.1	2.2	0.1
4th lower cheektooth (m1), L:	2.1	2.4	2.2	2.2	2.1	2.2	2.1	2.2	0.1
4th lower cheektooth (m1), W:	2.0	2.0	1.9	2.0	2.1	2.0	2.0	2.0	0.1
5th lower cheektooth (m2), L:	1.3	1.3	1.4	1.1	1.6	1.4	1.3	1.3	0.2
5th lower cheektooth (m2), W:	1.1	1.3	1.1	1.0	1.4	1.2	1.2	1.2	0.1
Depth of mandib. ramus at pm4:	3.1	3.1	3.1	2.9	3.0	3.2	2.9	3.0	0.1
Depth of angular to coronoid:	11.6	11.2	12.1	11.8	11.1	10.8	11.1	11.4	0.5
Baculum, greatest length:	—	—	6.8	—	—	6.9	6.5	6.7	0.2
Baculum, greatest width:	—	—	3.6	—	—	3.7	3.3	3.5	0.2

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 2	S. 99—111	Bonn, Oktober 1994

Blanford's fox in Africa

Gustav Peters & Roger Rödel

Abstract. A specimen of *Vulpes cana* Blanford, 1877 from the western Red Sea shore in Egypt is reported, expanding the species' known distributional range from the wider Plateau of Iran, the margin of the Arabian Peninsula, Israel, and the Sinai into the African continent. Problems concerning the species' distribution and identification are discussed.

Key words. Mammalia, Carnivora, Canidae, Blanford's fox, *Vulpes cana*, Africa, Egypt.

Introduction

Since its original description from Baluchistan, SW Pakistan, Blanford's fox (*Vulpes cana* Blanford, 1877) remained a little known species (Clutton-Brock et al. 1976, Ginsberg & Macdonald 1990, Sheldon 1992) with only few additional specimens reported from W Pakistan (Pocock 1941, Roberts 1977), E Afghanistan (Pocock 1941, Hassinger 1973, Nauroz 1974), S Turkmeniya, S Tadzhikistan (Shitkow 1907, Bobrinskii et al. 1944, Novikov 1962, Ognev 1962, Heptner & Naumov 1974, Potansky 1993), and the Iranian provinces of Khorassan, Fars, and Khuzistan (Birula 1912, Lay 1967) (for a detailed listing of most documented localities see Geffen et al. 1993), until in 1981 it was discovered to occur in E Israel (Ilany 1983). Eventually, further records of this fox from more localities in E and S Israel and the southern Sinai (Mendelsohn et al. 1987, Geffen et al. 1993), Oman (Harrison & Bates 1989, Kingdon 1990) and Saudi Arabia (Al-Khalili 1993, Geffen et al. 1993) were published. Probably because there are so few documented distributional records of *V. cana* and the localities are so widely scattered geographically, most authors who recently published on the distribution of this species (Mendelsohn et al. 1987, Harrison & Bates 1989, Kingdon 1990, Geffen et al. 1993) hypothesized about the actual extent of its distributional range. Not listing the Arabian Peninsula, Israel, and the Sinai, the species' distribution given in the very recent checklist of the mammal species of the world (Wozencraft 1993) is incomplete.

Shortly following its discovery in Israel, Blanford's fox was the subject of intensive research there through which the hithero poor knowledge of its biology increased considerably (Dayan et al. 1989, Geffen & Macdonald 1992, 1993, Geffen et al. 1992a, b).

Results

Here we report on a fox collected by R. Rödel on a talus slope in Wadi Qiseib (29° 24' N 32° 29' E), Governate Suez, Egypt, (see Fig. 1, 2) on January 23, 1988, about 7.5 km off the coastal road. The general locality (Bir Qiseib in Wadi Qiseib) is figured photographically in Osborn & Helmy (1980: 31, Fig. 16). The individual, a young adult ♂ of an estimated age between one and two years (testes fully descended, diameter 21 mm) was trapped on a slope (about 150 m a. s. l.) a short distance beyond the site shown on the middle right margin of this photo, about 200 m linear distance from the bottom of Bir Qiseib. For two days prior to its collection date it had been observed in that area, actively searching for prey around and under boulders until about one hour after dawn. Osborn & Helmy (1980) listed *Vulpes vulpes aegyptiaca* and *Vulpes r. rueppelli* from the same locality where this specimen of Blanford's fox was collected.

The animal was prepared by J. Handwerk and the skull later given to J. Niethammer, Bonn. All persons involved took it for a specimen of *Vulpes rueppelli.* Only in 1993 when it was incorporated into the collections of the Museum Koenig, Bonn (ZFMK 93.354), the correct identification as *V. cana* was made. Its small dimensions (see Table 1 for its measurements; for a comparison with those of *V. rueppelli* see Osborn & Helmy [1980], Gasperetti et al. [1985], and Mendelsohn et al. [1987]) and especially its slender rostrum are characteristic (Harrison & Bates 1989). The skull is in good condition, the teeth showing very little wear, the sutures between all cranial bones being clearly discernible. The study skin confirms the corrected species identification with the presence of the diagnostic criteria of a black tail tip and especially the relatively short hair on the palmar and plantar surfaces with fully visible footpads (see Fig. 3). The fur is thick and soft, the tail is bushy. The black lacrimal stripe is well developed, extending relatively far rostrad over the muzzle to the lower jaw and covering nearly the whole chin. The back of the ears is grey. The general coat colour is beige; head, nape, shoulders, and the forelegs have a conspicuous rufous tinge, less pronounced on the chest, lower abdomen and inner thighs of the hindlegs. A relatively broad spinal stripe, fading caudad from the sacral region, also has a rufous tinge. The basal portion of the thick under hair is grey all over the body. The claws are relatively short and blunt.

Discussion

The distribution of Blanford's fox

The present record of *Vulpes cana* is the first of this species from the African continent (the Suez Canal usually being considered the dividing line between Africa and Asia) and promptly confirms Geffen's et al. (1993) hypothesis that it is likely to occur on the western shore of the Red Sea. However, whether and how far Blanford's fox actually ranges further southward along the western shore of the Red Sea and westward into the Egyptian, Nubian and Libyan Deserts has yet to be established. Suitable (mountainous) rocky habitat stretches all along its western shore from Egypt southward through Sudan well into Ethiopia and far westward, only interrupted by the valley of the Nile River. Careful reexamination of possibly misidentified specimens of *Vulpes rueppelli* from NE Africa in existing collections and further trapping/collecting are necessary to determine the actual extent of the species' African distributional range. Only then it would be possible to determine whether the specimen of *V. cana* reported here documents this species' fairly recent range extension into the African continent or it only was a stray individual from the Sinai, or whether it is the first material indication of its (much wider?) autochthonous occurrence in NE Africa. We hold that most likely the last hypothesis is correct.

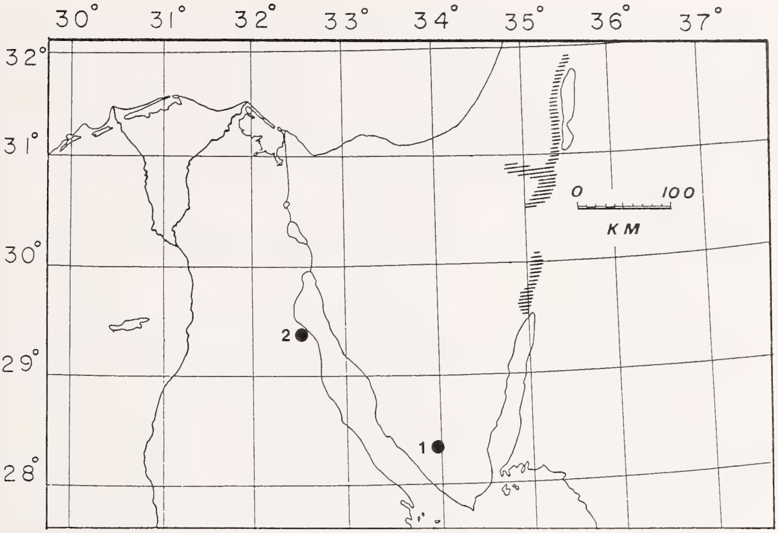


Fig. 1: Distribution of *Vulpes cana* in Israel (hatched) and southern Sinai (1) (see Geffen et al. [1993] for details); 2: the new record from Egypt on the western Red Sea shore.

The collections of the Museum Koenig contain a flat tanned skin of *Vulpes cana* (ZFMK 93.376), purchased in the furriers' market of Herat, NW Afghanistan, in winter 1972 by M. K. Nauroz. The animal had allegedly been taken in the vicinity of Chaghcharan, central Afghanistan (34° 31' N 65° 15' E) (about 2300 m a. s. l.). If this is correct, this locality would bridge the gap between the hitherto published records from SW Pakistan and SE Afghanistan on the one hand and those from NE Iran and S Turkmeniya on the other. It would also raise doubts whether the species is only found at altitudes below 2000 m as maintained by Hassinger (1973). Niethammer (1983) stated that there are few distributional records of *Vulpes cana* from N and S Afghanistan but the only one hitherto published from that country is a skin obtained in Kandahar (Pocock 1941), the exact geographical origin of which is not even clear (Hassinger 1973). So the specimen reported here is only the second record of Blanford's fox from Afghanistan.

Those distributional records hitherto known of the species which seem to be properly documented are summarized in Fig. 2. For some of these records it is not clear, however, from the data published in the literature what kind of material they were based on and whether it was preserved (see Table 2). Non-verifiable ones like (possible) sightings in Iran (Lay 1967) or India (Ranjitsinh 1985) or a controversial photographical record (Gasperetti et al. 1985, Harrison & Bates 1989) from Saudi Arabia are not entered on this map. Basically the distribution area of *Vulpes cana* divides into two parts: the wider Iranian Plateau on the one hand and the Arabian Peninsula/Near East on the other, the latter expanded now to NE Africa by the specimen from Egypt reported here. With the exception of the relatively numerous records from Israel (and those from Egypt) the few remaining ones are widely scat-

Table 1: Weight [g], body and skull measurements [mm] of *Vulpes cana*. (W — weight; HB — head and body; T — tail; E — ear; F — hindfoot; CBL — condylobasal length; ZB — zygomatic breadth; BB — breadth of braincase; IC — interorbital constriction; CM^2 — maxillary teeth; CM_3 — mandibular cheekteeth). (BM — British Museum [Natural History], London; ONHM — Oman Natural History Museum, Muscat; ZFMK — Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn; ZMTAU — Zoological Museum Tel Aviv University, Tel Aviv).

specimen	locality	sex	W	HB	T	E	F	CBL	ZB	BB	IC	CM^2	CM_3	rostral width above P^1	source
	Israel														
ZMTAU 7750	Machtesh Ramon	♂	956	438	324	81	92	82.7	51.0	36.9	17.8	41.3	45.7	—	1
ZMTAU 7704	En Gedi	♀	—	—	—	—	—	83.5	47.8	35.1	16.8	42.0	44.5	—	1
ZMTAU 7952	En Gedi	♀	955	416	328	83	93	85.5	50.0	36.3	17.1	40.1	43.2	—	1
ZMTAU 7954	En Gedi	♀	—	—	—	—	—	85.2	50.2	35.1	16.3	40.4	45.8	—	1
ZMTAU 7874	CCZE	♀	710	406	324	88	101	83.0	42.4	35.5	15.3	38.2	44.0	—	1
	Egypt														
ZMTAU 7195	Southern Sinai		—	—	—	—	—	85.9	49.0	36.3	17.1	38.7	43.3	—	1
ZFMK 93.354	Wadi Qiseib	♂	1 050	391	281	80	91	90.1	48.1	35.4	16.5	40.3	45.1	12.2	2
	Oman														
ONHM 952	Dhofar	♀	—	385	350	76	97	93.5	51.0	34.3	17.1	42.8	46.9	13.2	3
ONHM 1000	Dhofar	♂	—	400	360	80	101	96.4	51.9	36.8	17.5	44.7	47.7	14.0	3
	Pakistan														
BM 1919.11.7.22	Turbat, Baluchistan	♂	—	406	—	89	102	91.3	—	35.1	17.4	43.8	48.3	13.5	3
BM 1878.4.23.1*	Gwadar, Baluchistan	—	—	—	—	—	—	89.0	50.5	—	19.0	41.5	—	—	4
	Kharan, Baluchistan	—	—	422	298	74	78	—	—	—	—	—	—	—	5

Sources: 1 — Mendelsohn et al. (1987); 2 — this study; 3 — Harrison & Bates (1989); 4 — Pocock (1941); 5 — Roberts (1977); * — type specimen tered within each of the two parts of the distribution area. At the present state of knowledge it is not possible to decide whether this reflects the species' actual rarity throughout most of its distributional range or is just paucity of records in scientific collections, partly due to the secrecy and nocturnal habits of this fox. Lay (1967: 206) mentioned that in Iran skins of Blanford's fox "were rather common at fur shops, particularly at Tehran.", and the intensive search for *Vulpes cana* in Israel during the last decade revealed that it is common there in mountainous desert ranges (Mendelsohn et al. 1987, Geffen et al. 1993). Therefore it is again all the more astonishing that the species is not mentioned in a recent survey of carnivores in Jordan (Qumsiyeh et al. 1993).

Generally there is uncertainty about the exact geographical origin of those specimens (skins) of Blanford's fox from Pakistan, Afghanistan, and Iran which were obtained in fur bazaars or otherwise indirectly (these records are specifically identified in Fig. 2). Al-Khalili (1993), and Geffen et al. (1993) listed a skin from Bajaur (=Bezaur?), North Waziristan, Pakistan, which very likely is the same specimen (BM 1907.6.8.1) mentioned by Pocock (1941) as purchased in a shop in Peshawar and said to be from Bezaur, North West Frontier Province, Pakistan. The qualification of locality data in such specimens ought to be heeded. Some confusion also exists in the literature as to the precise geographical location of a particular record of this fox species from the former USSR. The locality Bokhara (= Bukhara), Uzbekistan, as listed by Lay (1967), Al-Khalili (1993), and Geffen et al. (1993) (with coordinates), resp. Bokhara Mts, Uzbekistan (Corbet 1978), is a misunderstanding. Other names published like Bokhara in Turkestan (Pocock 1941), Bukhara Mountains (Ognev 1962), or Bokhara, Russian Turkestan (Ellerman & Morrison-Scott 1966) are also not precise enough to preclude misconception without consulting the original publication of this record (Shitkow 1907) in which *Vulpes cana* var. *nigricans* was named. The record is based on one mounted specimen and three skins. According to information provided by the collector(?)/donor Th. K. Lorenz, all four specimens had been obtained in the same area (fide Shitkow 1907). In that publication it was variably and rather vaguely named as "the mountainous part of Bukhara", "mountainous Turkestan", and "near the borders of Bukhara" (translation of the original German text, G. P.). It was later restricted by Heptner (Heptner & Naumov 1967: 269) to S Tadzhikistan ("mountainous Bukhara"). Although with a question-mark in parentheses, Pavlinov & Rossolimo (1987: 53) further restricted it to the districts of Kurgan-Tyube and Kulyab, Tadzhikistan. At the time of the publication of this record, Tadzhikistan was a part of the former Bukhara Emirate, a Russian protectorate then. So the locality in question definitely is neither the city of Bukhara in Uzbekistan, the capital of the former Bukhara Emirate, nor Bokhara Mts, Uzbekistan. Bobrinskii et al. (1944) and Heptner & Naumov (1974) entered the S Tadzhikistan locality into their distribution maps for Blanford's fox. Ognev (1962) argued that it is quite likely to occur there but other authors like Heptner & Naumov (1974) or Potansky (1993) seriously doubted it, and Novikov (1962) did not even list this locality. The only records of *Vulpes cana* from the former USSR that these latter authors accepted as reliable are those from S Turkmeniya.

As mentioned earlier, authors like Mendelsohn et al. (1987) or Geffen et al. (1993) put forward hypotheses about the actual extent of the distributional range of Blan-

Table 2: Records of *Vulpes cana* entered in Fig. 2.

rec. no.	country/locality	nature of specimens (s)	source	comments
Pakistan				
1	Gwadar, Baluchistan	skin + skull	a	type
2	Turbat, Baluchistan	skin + skull	b	
3	Kharan, Baluchistan	skin?	c	nature of specimens not clear;
4	Chagai, Baluchistan	skin?	c	records not preserved?
5	Khuzdar, Baluchistan	skin	d	
6	Bajaur, North Waziristan	skin	b, c	
Afghanistan				
7	Kandahar	skin	b	
8	Chagcharan	skin	e	
former USSR				
9	S Tadzhikistan	3 skins, 1 mounted specimen	f	
10	Saramsakly, Turkmeniya	skin	g	
11	Bakharden, Turkmeniya	skull fragment	h	perhaps additional material
Iran				
12	Duruch, Khorassan	skin	i	
13	Shiraz, Fars	3 skins	j	
14	Ahmad Mahmoudi, Fars	remains	j	record not preserved?
15	Faridan, Khuzistan	2 skins	j	
Oman				
16	Jabal Samhan, Dhofar	2 skulls, 1 skin, 1 baculum	k	
Saudi Arabia				
17	40 km SE Biljurshi, Asir Province	remains	l, m	record not preserved?
Israel				
18	various	various	m, n	localities see source m;
numerous records				records not for all localities
Egypt				
19	Jabel Umm-Shawmar, Sinai	skull?	m, n	nature of specimen not clear
20	Wadi Qiseib	skin + skull	e	

Sources: a — Blanford (1877); b — Pocock (1941); c — Roberts (1977); d — P. Jenkins (in litt. 1993); e — this study; f — Shitkow (1907); g — Ognev (1962); h — Novikov (1962); i — Birula (1912); j — Lay (1967); k — Harrison & Bates (1989); l — Al-Khalili (1993); m — Geffen et al. (1993); n — Mendelsohn et al. (1987)

ford's fox, the latter authors (l. c.: 106, Fig. 1) even marking a "predicted range in the Middle East" in the distribution map presented and arguing that "It is possible that in the future this fox will be found in north-west India and along the western Red Sea shore south to Ethiopia." If *Vulpes cana* originated in the Plateau of Iran from where it extended its range to the Near East, following the marginal mountain ridges in the south and west of the Arabian Peninsula and if it is strictly bound to (mountainous) rocky desert habitat as maintained by Geffen et al. (1993), Mesopotamia and the open flat and sandy deserts of Iraq, Syria, Jordan and the north-eastern and central part of the Arabian Peninsula formed a natural barrier against the westward expansion of its distributional range beyond the wider Plateau

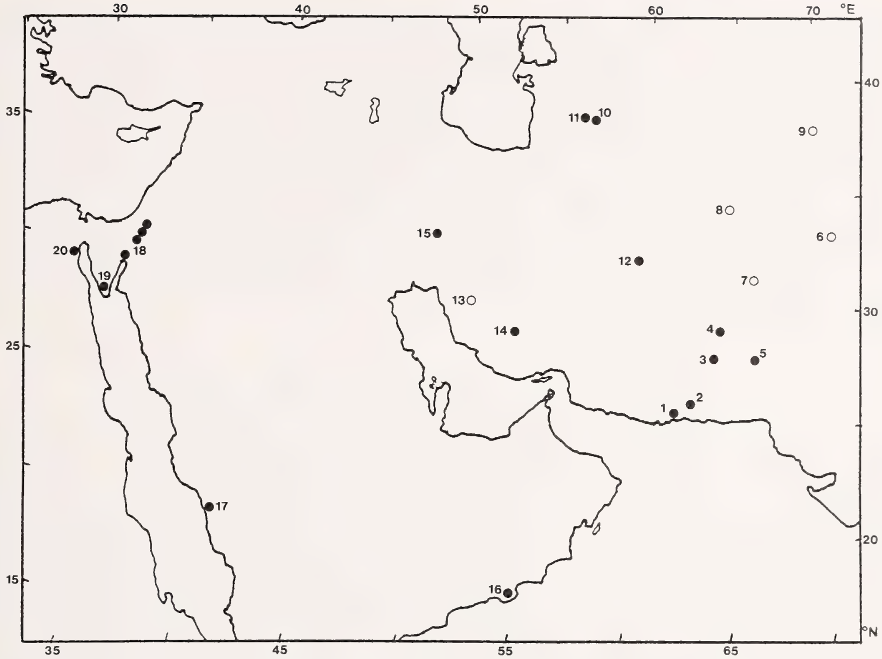


Fig. 2: Distribution of *Vulpes cana* based on properly documented records (for details see Table 2). ●: geographical provenance of record(s) entered definite; ○: geographical provenance of record(s) entered unknown resp. questionable. For details of distribution in Israel see Geffen et al. (1993) resp. Fig. 1.

of Iran. Only if the Street of Hormuz had fallen dry during the last glacial period(s) the species could have crossed it and extended its range into the Arabian Peninsula and from there further on in the way hypothesized by Geffen et al. (1993). Certainly suitable (mountainous) rocky desert habitat extends beyond the margin of the documented distributional range of *Vulpes cana*, especially from NW Iran westward to N Iraq and E Turkey and beyond the presently known extreme eastern and northeastern records in Afghanistan, the former USSR and Pakistan, but no statement is possible as to the species' presence in these areas resp. its absence from these.

To the best of our knowledge there is no other mammal species with a distribution pattern largely matching the one presently known of Blanford's fox. The eastern part of the distributional range of the sand cat *Felis margarita* from the Sinai in the W to Uzbekistan and Pakistan in the E matches that of Blanford's fox to some extent. However, *Felis margarita* differs from *Vulpes cana* being adapted chiefly to sandy desert habitat (Harrison & Bates 1991) and is present in the whole of the N African desert belt from Morocco to Egypt (Hemmer et al. 1976) from where records of Blanford's fox are lacking until now. The combined distributional ranges of the two hedgehog species *Paraechinus aethiopicus* and *Paraechinus hypomelas* largely coincide with the range of the sand cat (Corbet 1988). The eastern species *Paraechinus* *hypomelas* lives on gravelly slopes or rocky areas in desert and arid steppe zones of Iran, Afghanistan, Pakistan, Uzbekistan and Turkmeniya, with isolates in Oman, near Aden and on two islands in the Persian Gulf (Roberts 1977, Corbet 1988), so roughly comparable to *Vulpes cana* in respect of habitat and geographical range. Yet, at the present state of knowledge there seems to be only limited sense in comparing the very likely incompletely known distributional range of Blanford's fox with completely resp. likewise incompletely documented ranges of other mammal species, in order to arrive at a hypothesis on the eventual ultimate causation of the specific distributional pattern of this fox species. Mendelsohn et al. (1987) already noted that the distribution of Hume's tawny owl (*Strix butleri*) to a certain extent is similar to that of *Vulpes cana*.

Geographical variability of Blanford's fox

The colour and markings of the ZFMK skin of Blanford's fox from Afghanistan almost fully correspond with Clutton-Brock's et al. (1976) description of skins of *Vulpes cana* in the collections of the British Museum (Natural History), including the type, and all from the wider Iranian Plateau: "... blotchy black, grey and white with a dark tip to the tail and a dark patch over the tail gland. There is an almost black mid-dorsal line ... The underparts are almost white; the ears are grey, and there is a small dark patch between the eyes and nose.", and the total lack of any rufescent tinge. The back, neck, and especially the forehead show a very faint ochreous wash. The feet are uniformly grey with a fringe of white hairs around the toes. The footpads are naked, the claws are relatively short and blunt. This skin differs considerably from the coloured figure of *V. cana* from Pakistan in Mivart (1890: Plate XXXI), based on the type specimens, which has a rufous wash, especially on the head and back, only a faint lacrimal stripe, and dark transverse bands on the dorsal side of the tail. Pocock (1941) described differences in intensity and extension of their ochreous wash in the four coats of Blanford's fox from Pakistan and Afghanistan, then held in the collections of the British Museum (Natural History).

As far as can be judged by photos of Blanford's fox from Israel published in Geffen & Hefner (1992) and Macdonald (1992), the ZFMK specimen from Egypt largely matches these in coat colour and markings. From these the ZFMK skin from Afghanistan clearly differs in a generally greyish colour, the absence of any rufous tinge and the presence of a black dorsal stripe. However, Harrison & Bates (1989: 75) noted that in the sample of *Vulpes cana* skins they studied "... the blackish mid-dorsal spinal crest which is a marked feature of the specimen from Israel is less evident in the example from Dhofar ...". So, there seems to be considerable individual variation in this character, as already supposed by these authors. Despite the difference in general colour, both coats have thick grey under hair, in both the back of the ears is grey and the black lacrimal stripe is distinct, extending over the muzzle to the chin which is nearly black. This stripe is also clearly visible in the photo of a mounted specimen of *Vulpes cana* from Tadzhikistan figured in Shitkow (1907), and this individual also has a black chin. Shitkow (1907) also noted that two of the three skins from Tadzhikistan studied by him had a rufous tinge on the shoulders. Nevertheless, it seems that the general coat colour of Blanford's fox is grey in the population of the wider Plateau of Iran and beige with a rufous tinge of variable extent and intensity in that on the Arabian Peninsula, in Israel and Egypt. Individual variation in coat colour and markings does occur and seasonal variation in these characters and coat quality is very likely to occur but considerably more and better documented specimens are needed to evaluate and understand this variability over the species' whole distributional range.

Because of the small data base a comparison of measurements of individuals of this fox from different parts of the species' distributional range (see Table 1) can only be made with considerable reservations. Compared with the specimens from all other localities, the one from Egypt is smaller in most external measurements and especially has a proportionally shorter tail. Body weight was recorded in too few specimens of *Vulpes cana* to draw definite conclusions from the differences in this respect between the specimen from Egypt and those from Israel. Cranial measurements show no unequivocal developmental trend, with the exception of condylobasal length (CBL). CBL generally is smallest in the specimens from Israel, intermediate in the one from Egypt and those from Pakistan and largest in those from Oman. However, the sample size of skulls of Blanford's fox from all parts of its distributional range with the exception of Israel is much too small to evaluate and understand the variability of cranial measurements in this species. Therefore the significance of differences in these characters between the populations of *V. cana* as listed in Table 1 (which represents the complete published sample of skulls of this species) cannot be assessed. Harrison & Bates (1989: 76) argued that the size differences between the specimens from Israel and those from Oman ". . . certainly suggest that the Dhofar population may be subspecifically different." We hold, however, that the number of specimens of Blanford's fox for which the relevant measurements are available at present is not large enough to substantiate this hypothesis. The only adequately documented difference in the known sample is that in general coat colour between animals from the wider Iranian Plateau and those from the Arabian Peninsula/Near East portion of the species' distributional range. Whether this difference (or others among these or other populations) justifies the attribution of subspecific status to these two populations (or others) can only be decided when the species' total distributional range and the geographical distribution of character variability are sufficiently known.

Problems of species determination

In studying character displacement in cranial characters of the three Saharo-Arabian fox species *Vulpes vulpes*, *V. rueppelli*, *V. cana*, Dayan et al. (1989) evaluated condylo-basal length, antero-posterior diameter of the upper canines and lower carnassial length. The populations of *V. rueppelli* and *V. cana* from Israel showed no overlap in condylo-basal length, a partial overlap in lower carnassial length and a complete overlap in the upper canine measurements, whereas those of *V. cana* from Israel and *V. rueppelli* from the Sinai overlapped completely in all three measurements. There was no or only marginal overlap in these three cranial measurements for Blanford's fox with the other *V. rueppelli* populations studied (from Arabia, Egypt, Algeria). Sample size for *V. cana* from Israel was very small (n = 3), though, and in *V. rueppelli* may also not have been sufficient (n = 4—9) to be fully representative of the respective populations. These data and those published by Osborn & Helmy (1980), Gasperetti et al. (1985), Mendelsohn et al. (1987), and Harrison & Bates (1991) document that (certain) cranial measurements of *V. rueppelli* vary considerably over parts or perhaps the whole of its distributional range and that for some populations they (partly) overlap with those of *V. cana.* As stated above, the actual range of variability in these measurements in Blanford's fox is not established yet. It is very likely that occasionally this situation led to incorrect identifications of museum specimens of the latter species as *V. rueppelli* if the decision was or had to

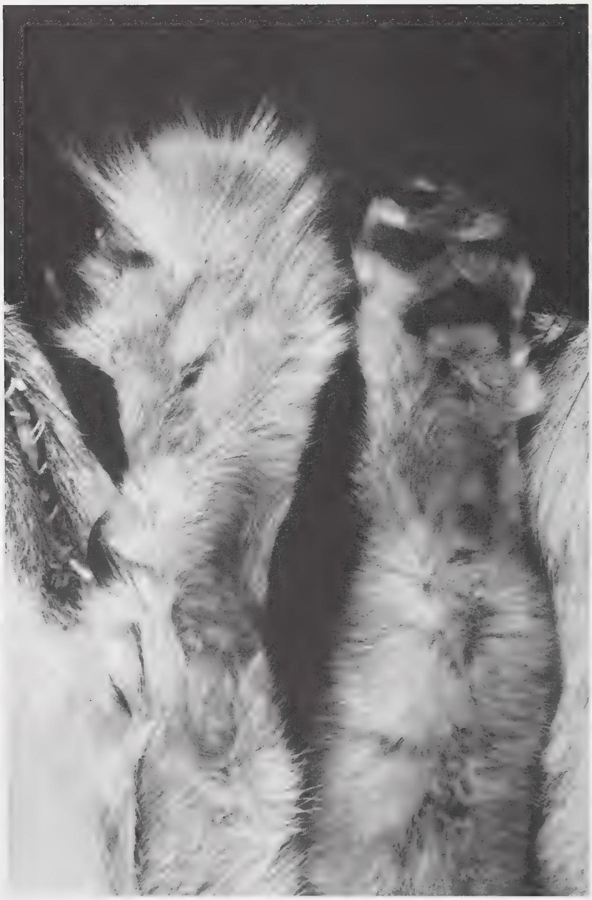


Fig. 3: Right forefoot of an ad. ♂ *Vulpes cana* (study skin ZFMK 93.354) (right) and (left) forefoot of an ad. ♀ *Vulpes rueppelli* (study skin ZFMK 89.101), both from Egypt. The diagnostic difference between the two species in the length of the palmar (and plantar) hair is marked. In *V. rueppelli* this hair is long, forming a cushion as an enlarged tread which conceals the footpads. In *V. cana* this hair is much shorter and does not form such a cushion, so the footpads are visible.

be solely or mainly based on cranial material. The reverse is much less probable because only so few skulls identified as *Vulpes cana* are known.

However, the situation seems to be more complex. E. g., all available skull measurements of a young adult ♂ specimen identified as *V. rueppelli* in the collection of the Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH 89592), are within the range for *V. cana* (Table 1). Most are (considerably) smaller than the corresponding measurements published of *V. rueppelli* specimens from Egypt (Osborn & Helmy 1980) or the Arabian Peninsula (Gasperetti et al. 1985, Harrison & Bates 1991); in a few measurements there is marginal overlap. Therefore, based on cranial measurements, this specimen (FMNH 89592), collected in Wadi el Sheik, St Catharine's Monastery Area, South Sinai, Egypt, on May 22, 1958 by H. Hoogstraal, would more likely be identified as *Vulpes cana* than as *V. rueppelli*. At the present state of knowledge the most reliable diagnostic character to distinguish between these two fox species seems to be an external one: in *V. rueppelli* palmar and plantar surface are covered by long hair forming a kind of cushion as an enlarged tread surface, largely concealing the footpads of fore and hind feet, whereas in *V. cana* the tread surface of fore and hind feet is not enlarged by long hair and therefore the pads are (almost) fully visible (see Fig. 3). Sometimes this diagnostic difference my be less pronounced than in the specimens figured, especially so in flat skins with palmar and plantar skin surface cut open. Then the sole pads in *V. rueppelli* skins can be a bit more exposed. However, the diagnostic difference is not due to the preparation procedure. This is obvious in comparing photos of the feet of live specimens of both species: *V. rueppelli* (see Gasperetti et al. 1985: 408, especially left hind foot of figured individual); *V. cana* (see Geffen & Hefner 1992: 19, especially right fore foot of that animal). Only the former animal figured has dense and long hair on the soles forming an enlarged hairy cushion. The feet on the skin of the fox specimen FMNH 89592 show the long hair typical of *V. rueppelli*, confirming the original species identification, despite of the fact that most of its cranial measurements would rather suggest its identification as *Vulpes cana*.

We hold that because of the situation detailed before only a careful study of skull morphology and teeth, size variation and sexual dimorphism as well as other character complexes in either of these *Vulpes* species, based on a sufficient sample from their entire distributional range, can help to settle the extant problems in species delimitation/identification and in the determination of their actual respective distributional range. Obviously the latter problem is partly due to the former. It is with these qualifications that we discussed the data presently available.

Acknowledgements

We would like to express our sincere thanks to Ms. Paula D. Jenkins for providing information on the specimens of Blanford's fox in the British Museum (Natural History) collection, and to Mr. Johannes Handwerk for the preparation of the specimen from Egypt reported here. Special thanks are due to Dr. Rainer Hutterer for checking the material of *V. rueppelli* in the Field Museum of Natural History, Chicago, for us, his generous assistance and advice and the helpful discussion in preparing the manuscript.

Zusammenfassung

Das Vorkommen des Afghanfuchses *Vulpes cana* Blanford, 1877 auf dem Afrikanischen Kontinent wird erstmals nachgewiesen. Damit erstreckt sich das bisher bekannte Verbreitungsgebiet der Art von NO Afrika über den Sinai, Israel, den Randbereich der Arabischen Halbinsel und den Iran bis nach W Pakistan und S Tadshikistan. Darin sind allerdings nur wenige, weit voneinander entfernte Einzelnachweise bekannt. Dieses Problem wird ebenso diskutiert wie das der eindeutigen Bestimmung dieser Art und ihrer Abgrenzung gegenüber dem Sandfuchs *V. rueppelli* (Schinz, 1825).

References

Al-Khalili, A. D. (1993): Ecological review and the distribution of Blanford's fox *Vulpes cana* Blanford, 1877 (Mammalia: Carnivora: Canidae). — Fauna of Saudi Arabia 13: 390—396.

Birula, A. (1912): Contribution à la classification et à la distribution géographique des Mammifères. III. Carnivores, recueillis dans la Perse par M. N. A. Zarudnyi en 1896, 1898, 1900—1901 et 1903—1904. — Ann. Mus. Zool. Acad. Sc. St. Pétersb. 17: 219—280. (in Russian)

Blanford, W. T. (1877): Note on two species of Asiatic bears, the "Mamh" of Baluchistan and *Ursus pruinosus* Blyth of Tibet, and on an undescribed fox from Baluchistan. — J. Asiat. Soc. Beng. 46: 315—323.

Bobrinskii, N. A., B. A. Kuznetsov & A. P. Kuzyakin (1944): Mammals of USSR. — Government Publ. Office, Moscow. (in Russian)

Clutton-Brock, J., G. B. Corbet & M. Hills (1976): A review of the family Canidae, with a classification by numerical methods. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) 29: 119—199.

Corbet, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. — British Museum (Natural History), London.

Corbet, G. B. (1988): The family Erinaceidae: a synthesis of its taxonomy, phylogeny, ecology and zoogeography. — Mammal Rev. 18: 117—172.

Dayan, T., E. Tchernov, Y. Yom-Tov & D. Simberloff (1989): Ecological character displacement in Saharo-Arabian *Vulpes*: outfoxing Bergmann's rule. — Oikos 55: 263—272.

Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1966): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. 2nd ed. — British Museum (Natural History), London.

Gasperetti, J., D. L. Harrison & W. Büttiker (1985): The Carnivora of Arabia. — Fauna of Saudi Arabia 7: 397—461.

Geffen, E. & R. Hefner (1992): Heimlichtuer im Heiligen Land. — Das Tier Nr. 5, 1992, 18—21.

Geffen, E. & D. W. Macdonald (1992): Small size and monogamy: spatial organization of Blanford's foxes, *Vulpes cana*. — Anim. Behav. 44: 1123—1130.

Geffen, E. & D. W. Macdonald (1993): Activity and movement patterns of Blanford's foxes. — J. Mammal. 74: 455—463.

Geffen, E., R. Hefner, D. W. Macdonald & M. Ucko (1992a): Diet and foraging behaviour of Blanford's foxes in Israel. — J. Mammal. 73: 395—402.

Geffen, E., R. Hefner, D. W. Macdonald & M. Ucko (1992b): Morphological adaptations and seasonal weight changes in the Blanford's fox, *Vulpes cana*. — J. arid. Envir. 23: 287—292.

Geffen, E., R. Hefner, D. W. Macdonald & M. Ucko (1993): Biotope and distribution of Blanford's fox. — Oryx 27: 104—108.

Ginsberg, J. R. & D. W. Macdonald (1990): Foxes, wolves, jackals and dogs: an action plan for the conservation of canids. — IUCN, Gland.

Harrison, D. L. & P. J. Bates (1989): Observations on two mammal species new to the Sultanate of Oman, *Vulpes cana* Blanford, 1877 (Carnivora: Canidae) and *Nycteris thebaica* Geoffroy, 1818 (Chiroptera: Nycteridae). — Bonn. zool. Beitr. 40: 73—77.

Harrison, D. L. & P. J. Bates (1991): The mammals of Arabia. 2nd ed. — Harrison Zoological Museum Publications, Sevenoaks.

Hassinger, J. D. (1973): A survey of the mammals of Afghanistan. — Fieldiana Zool. 60.

Hemmer, H., P. Grubb & C. P. Groves (1976): Notes on the sand cat, *Felis margarita* Loche, 1858. — Z. Säugetierk. 41: 286—303.

Heptner, V. G. & N. P. Naumov (1967): Mammals of the Soviet Union. Vol. II: Sea cows and carnivores. — Vysshaya Shkola Publishers, Moscow. (in Russian)

Heptner, V. G. & N. P. Naumov (1974): Die Säugetiere der Sowjetunion. Band II: Seekühe und Raubtiere. — VEB Gustav Fischer, Jena.

Ilany, G. (1983): Blanford's fox, *Vulpes cana* Blanford, 1877, a new species in Israel. — Isr. J. Zool. 32: 150.

Kingdon, J. (1990): Arabian mammals — A natural history. — Academic Press, London.

Lay, D. M. (1967): A study of the mammals of Iran. — Fieldiana Zool. 54.

Macdonald, D. W. (1992): The velvet claw — A natural history of the carnivores. — BBC Books, London.

Mendelsohn, H., Y. Yom-Tov, G. Ilany & D. Meninger (1987): On the occurrence of Blanford's fox, *Vulpes cana*, Blanford, 1877, in Israel and Sinai. — Mammalia 51: 459—462.

Mivart, St. George (1890): A Monograph of the Canidae. — R. H. Porter, and Dulau & Co, London.

Nauroz, M. K. (1974): Raubtiere (Mammalia — Carnivora) Afghanistans. — Diplomarbeit (unpubl.). Universität Bonn.

Niethammer, J. (1983): Die Säugetierfauna Afghanistans. — Forschungen in und über Afghanistan. Mitteilungen des Deutschen Orient-Instituts, Hamburg, No. 22: 211—228.

Novikov, G. A. (1962): Carnivorous mammals of the fauna of the USSR. — Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. (original publication in Russian 1956)

Ognev, S. I. (1962): Mammals of eastern Europe and northern Asia. Vol. II: Carnivora (Fissipedia). — Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. (original publication in Russian 1931)

Osborn, D. J. & I. Helmy (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). — Fieldiana Zool. N. S. 5.

Pavlinov, I. & O. L. Rossolimo (1987): Systematics of the mammals of the USSR. — Moscow University Press, Moscow. (in Russian)

Pocock, R. I. (1941): The mammals of British India including Ceylon and Burma. Mammalia. Vol. II. Carnivora (continued). — Taylor & Francis, London.

Potansky, V. G. (1993): Review of small species of Canidae of Russia and adjacent areas: systematics, distribution and population dynamics. — Lutreola 1: 22—26.

Qumsiyeh, M. B., Z. S. Amr & D. M. Shafei (1993): Status and conservation of carnivores in Jordan. — Mammalia 57: 55—62.

Ranjitsinh, M. K. (1985): A possible sighting of Blanford's fox (*Vulpes cana*) in Kutch. — J. Bombay nat. Hist. Soc. 82: 395—396.

Roberts, T. J. (1977): The mammals of Pakistan. — E. Benn, London.

Sheldon, J. W. (1992): Wild dogs — The natural history of the nondomestic Canidae. — Academic Press, San Diego.

Shitkow, B. M. (1907): *Vulpes cana* Blanf. aus dem russischen Reichsgebiet. — Zool. Anz. 32: 444—448.

Wozencraft, W. C. (1993): Order Carnivora: Family Canidae. — pp. 279—287 in: Wilson, D. E. & D. M. Reeder (eds.): Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. 2nd ed. — Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Dr. Gustav Peters, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany; Dr. Roger Rödel, Moltkestr. 8, D-53604 Bad Honnef, Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 2	S. 113—123	Bonn, Oktober 1994

„Es wäre Zeit, einen 'allgemeinen Hartert' zu schreiben": Die historischen Wurzeln von Ernst Mayrs Beiträgen zur Evolutionssynthese[1])

Jürgen Haffer

Abstract. "It would be time to write a 'general Hartert' ": the historical roots of Ernst Mayr's contributions to the evolutionary synthesis. — In the spring of 1924, the 19-year-old medical student Ernst Mayr in Greifswald sent a long letter to his mentor Erwin Stresemann in Berlin suggesting that he should write a "general Hartert" or "the science of geographical variation" in birds where Stresemann should analyze the general phenomena and theoretical background of geographical variation and speciation in birds including discussions on the genetic basis of such differentation. In other words, he asked Stresemann to derive theoretical conclusions from the practical work of Ernst Hartert whose 3-volume magnum opus on "The birds of the Palaearctic Fauna" (1903—1922) had just been completed. This suggestion, together with his extensive comments, demonstrate Ernst Mayr's early interest in the theoretical understanding of systematic data and in a critical synthesis regarding the problems of the origin of subspecies and species of animals. During the 1920s, however, Stresemann was busy preparing the manuscript for the Aves volume (1927—1934) in the Handbuch der Zoologie. Following the completion of this manuscript, Stresemann pursued increasingly the study of general biological topics in ornithology. As early as 1927 (in Berlin) and again in 1935 (in New York), Ernst Mayr emphasized the need for an integration of the results of modern genetics and systematics. His studies, during the 1930s, on South Sea birds, particulary on their geographical variation, polymorphism, and speciation, as well as his contacts with T. Dobzhansky and the geneticists of the Columbia University (New York) led him, almost two decades after his 1924-letter to Stresemann, to write his own much enlarged version of a "general Hartert" which was published under the title "Systematics and the origin of Species" (1942) and which became a cornerstone of the synthetic theory of evolution.

Key words: Evolutionary synthesis, Ernst Mayr, history.

Einleitung

Die moderne Evolutionstheorie entstand in den Jahren 1937—1950, als T. Dobzhansky, E. Mayr, B. Rensch, G. Stebbins und G. Simpson sowie mehrere andere Biologen die vorher weit getrennten Forschungsbereiche der Systematik, Genetik und Paläontologie in einer umfassenden evolutionsbiologischen Synthese vereinten (Mayr & Provine 1980). Ernst Mayr hat wiederholt auf den wichtigen Beitrag der Systematiker (naturalists) zu dieser Synthese hingewiesen, insbesondere durch ihre Untersuchungen zur geographischen Variation polytypischer Pflanzen- und Tierarten und zur graduellen geographischen Speziation sowie durch ihre Entwicklung des „Denkens in Populationen" (Mayr 1980a, 1982, 1991a). Dobzhansky war Entomologe und hat in den 1920er Jahren Untersuchungen zur geographischen Variation und zur Populationsgenetik von Marienkäfern durchgeführt; Rensch hat die Taxonomie von Schnecken und Vögeln untersucht und ein erstes zusammenfassendes Buch über die „Neue Systematik" veröffentlicht (Rensch 1929); Ernst Mayr ist Ornithologe und Evolutionsbiologe, der 1926 mit einer zoogeographischen Arbeit bei Erwin Stresemann in Berlin promoviert wurde und 1928—1930 drei ornithologische Expeditionen nach Neuguinea und Melanesien unternahm (jeweils eine Expedition im Anschluß an die vorhergehende für die zoologischen Museen in Tring, Berlin und New York). Seit Januar 1931 bearbeitete er insbesondere die umfangreiche ornithologische Ausbeute der Whitney South Sea Expedition sowie andere Sammlungen am American Museum of Natural History in New York, bis er 1953 einem Ruf als Professor für Zoologie an die Harvard Universität in Cambridge, Massachusetts, folgte.

---

[1]) Ernst Mayr gewidmet in Verehrung und Freundschaft zu seinem 90. Geburtstag am 5. Juli 1994.

In diesem dritten Beitrag zur Geschichte der Seebohm-Hartert 'Schule' der europäischen Ornithologie (Haffer 1994a, b) bespreche ich die historischen Wurzeln von Ernst Mayrs theoretischen Ansichten zum Artproblem und zur geographischen Variation an Hand eines frühen Briefes von ihm sowie seiner ersten Veröffentlichungen aus den 1920er Jahren und behandele die Umstände, die zur Entstehung seiner kritischen Synthese über "Systematics and the Origin of Species" (1942) führten. Einige historische Aspekte aus der Frühzeit der „Neuen Systematik" und der Evolutionssynthese hat Mayr (1980a, b, c, 1981, 1991b, 1992) in mehreren Arbeiten mit autobiographischem Charakter selbst besprochen (siehe auch Bock 1994).

„Es wäre Zeit, einen 'allgemeinen Hartert' zu schreiben"

Wie schon in seiner Dresdener Gymnasialzeit nutzte der Medizinstudent Ernst Mayr 1923—1925 in Greifswald, zeitweise zusammen mit seinem Freund Herbert Kramer, jede freie Minute neben den Vorlesungen zu feldornithologischen Beobachtungen (Scharnke 1931). Er hatte Greifswald als Studienort gewählt, weil er meinte, daß diese Universität im ornithologisch interessantesten Gebiet Deutschlands läge (Mayr 1980b). Im Frühjahr 1923 war er mit Dr. Erwin Stresemann am Zoologischen Museum in Berlin bekannt geworden, als er diesen aufsuchte, um mit ihm seine Beobachtung von Kolbenenten (*Netta rufina*) bei Dresden zu besprechen (Mayr 1923). Stresemann war vom Enthusiasmus des jungen Studenten so eingenommen, daß er ihn einlud, in seinen Ferienzeiten als Volontär in der Ornithologischen Abteilung zu arbeiten ("It was as if someone had given me the key to heaven", erinnerte sich Mayr (1991b) kürzlich an diese Einladung).

Im Frühjahr 1924 schrieb Mayr aus Greifswald an Stresemann einen langen Brief, der als erster der umfangreichen Korrespondenz dieser Ornithologen (von 1924 bis 1972) in Berlin aufbewahrt wird (Staatsbibliothek Preußischer Kulturbesitz, Handschriften-Abteilung, Stresemann-Nachlaß, Nr. 150, Briefe Mayr an Stresemann, Ordner 41). Dieser Brief zeigt die historischen Wurzeln von Mayrs späteren Arbeiten und wirft ein interessantes Licht auf die frühen theoretischen Ansichten zur ornithologischen Systematik von Spezies und Subspezies des damals neunzehnjährigen Studenten, die teilweise aus der damaligen Zeit heraus verständlich sind, und andererseits werden schon gewisse Vorstellungen und Eigenschaften verdeutlicht, welche für seine späteren Arbeiten charakteristisch sind. Vor allem dokumentiert dieser Brief, daß Ernst Mayr nicht erst seit den späten 1930er Jahren, sondern schon fast 2 Jahrzehnte früher, zu Beginn seines Universitätsstudiums, Fragestellungen in den Wissenschaftsbereichen verfolgte, in denen er später so entscheidende Beiträge leistete.

Nach detaillierter Schilderung feldornithologischer Beobachtungen am Greifswalder Bodden (Zwergmöwen, Mittelpecht, „. . . begeisternd ist auch die große Zahl der Ringelgänse" . . . „Am 11. 5. war ich in der hiesigen Reiherkolonie . . .") fährt Mayr in diesem Brief vom 12. Mai 1924 an Dr. Stresemann recht unbekümmert fort [Zusätze und Hinweise auf Erläuterungen in eckigen Klammern]:

> „Nun möchte ich Sie noch zu einigen Arbeiten auffordern. Sie sagten mir in Berlin, [Adolf B.] Meyer habe in den „Vögeln von Celebes" [A] gesagt, in der Ornithologie werde man bald alles mit mathematischen Formeln machen. Wie wäre es, wenn Sie Grundsätze einer ornithologischen Mathematik aufstellen würden? Das würde uns eine (vom rein theoretischen Standpunkte aus notwendige) quaternäre Nomenklatur ersparen. 1.) Intensitätsindex. Man vergleiche *Parus atricapillus rhenanus* und *subrhenanus*, *Motacilla flava rayi* und *thunbergi*, *Carduelis l. linaria* und *cabaret*. 2.) einen geographischen (bzw. klimatischen) Faktor (Wüste, Steppe, Polarklima, Insel, feuchte Küste usw.), 3.) muß die individuelle Variation berücksichtigt werden und 4.) die Nomenklatur der Zwischenformen [Abb. 1].

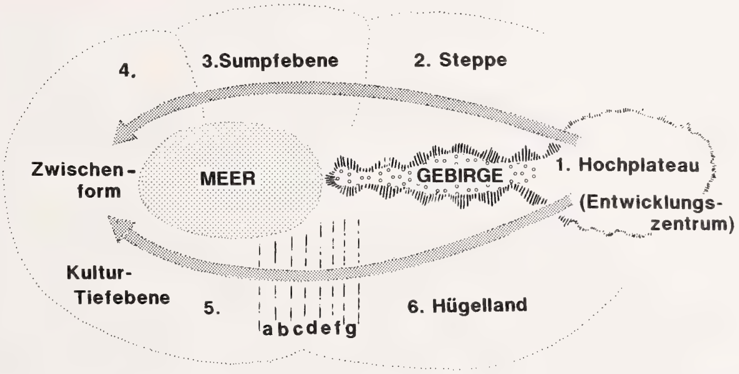


Abb. 1: Ökologische und historisch-dynamische Interpretation der Entstehung geographischer Variation bei einer Vogelart. Die Pfeile symbolisieren die Ausbreitung von Populationen und ihren Sekundärkontakt nach Umgehung geographischer Barrieren. Nach einer schematischen Skizze in Ernst Mayrs Brief an Dr. Stresemann vom 12. Mai 1924. Erläuterungen im Text.

> Man wird wohl im ganzen 6 scharfe Formen auf dem obigen Gelände zu erwarten haben. Streng zu unterscheiden aber ist zwischen den Zwischenformen, die zwischen 1 u. 2, 2 u. 3, 3 u. 4, 5 u. 6 einerseits und 4 u. 5 andererseits entstehen werden. Z. B. wird der Übergang zwischen 5 und 6 durchaus kontinuierlich sein, so daß a [b, c, etc.] ziemlich einheitlich sein [werden]. Zwischen 4 und 5 wird eine Bastardierung eintreten und damit eine starke individuelle Variation (Schwanzmeisen). Man hat also die Zwischenformen zwischen 5 und 6 so zu schreiben: 6→5 dagegen zwischen 4 und 5: 4 x 5 usw. Ferner ist die Isolation zu beachten. Wenn eine Form von den Grenzformen nicht fortwährend frische Blutzufuhr erhält, so schlägt sie oft eine ganz aberrante Entwicklung ein. Dies läßt sich jedoch wohl nicht mathematisch ausdrücken. Es sind im Laufe der letzten Jahre soviele neue Formen beschrieben worden, daß es Zeit wäre, einen „allgemeinen Hartert" zu schreiben (oder „Die Lehre von der geographischen Variation und von den Formenkreisen") [Betonung hier hinzugefügt]. Es müßten da die ebengenannten Tatsachen besprochen werden, ferner über abändernde Faktoren (aktiv, d. h. Klima usw., teilweise auf Grund von Görnitz [B]), ferner über abändernde Faktoren (passiv, d. h. Farbe, Größe, Biologie usw.). Ferner das Thema: Wie weit

können Formen desselben Formenkreises aufeinander übergreifen ohne Bastarde zu bilden? Und: Wie weit brauchen einander ähnliche und sich ausschließende Arten doch nicht demselben Formenkreis angehören. Z. B.: Wenn sich *Muscicapa a. atricapilla* [Trauerschnäpper] und *c. collaris* [Halsbandschnäpper] geographisch ausschließen würden, würden sie doch sicher in denselben Formenkreis gestellt und umgekehrt könnte jemand auf den Gedanken kommen zu sagen: ich kann die Schafstelzenformen [*Motacilla flava*] nicht mehr als Formen anerkennen, trotzdem sie sich geographisch größtenteils ausschließen, genauso wie die Umgrenzung der Gattungen mehr oder weniger Geschmackssache ist. —

Ferner muß der phylogenetische Zusammenhang der verschiedenen Formen einmal aufgeklärt werden. Mittels der Mutationen und einiger Formen wie Sprosser [*Luscinia luscinia*], *C*[*erthia*] *brachydactyla* läßt sich schon eine Theorie aufbauen [C]. Es ist das notwendig, um das die Wissenschaft nicht fördernde Dogma Kleinschmidts zu ersetzen [D]. Ich bin (trotz aller Vererbungslehre, Baurs Modifikationen, usw.) Anhänger des Lamarckismus. Es ist in jedem Organismus eine große Anzahl gleicher Entwicklungsmöglichkeiten wie in anderen. Daher die ganzen Konvergenzerscheinungen. —

An gewissen Merkmalen (die dann vielleicht für mehrere Formenkreise gleichzeitig gültig sind) müßte man auch herauskriegen, wo das Entwicklungszentrum jedes Formenkreises ist (Berajah [E]). Dabei dürfte eine vergleichende Morphologie der Jugendkleider eine entscheidende Rolle spielen. Diejenige Form, deren Jugendkleid am meisten dem Alterskleid ähnelt, ist vielleicht die älteste. Bei der Suche nach dem Entwicklungszentrum darf man aber nicht in den Fehler verfallen (wie dies teilweise wohl geschehen ist, besonders auch in der Ethnographie), dasjenige Land zu nehmen, von dem das wenigste Material vorhanden ist. Ferner hat sich in der ornithologischen Besiedlungslehre ein Gedanke noch nicht durchgesetzt, der (vielleicht mehr als berechtigt) der vorherrschende in der Ethnographie ist, nämlich daß ein Entwicklungszentrum immer wieder von neuem ganze Wellen von Tieren hinaussendet. Nach dem was ich bisher gelesen habe, scheint man in der Ornithologie der Meinung zu sein, daß die Expansionszentren immer in der Peripherie des Verbreitungsgebietes liegen. Ebenso gut könnte es doch in einem ökologisch günstig gelegenen [Areal] gelegen haben. —

Ferner ist eine interessante Frage die Schnelligkeit der Formenbildung („polnischer Girlitz" [F]). Wenn man Anhänger der Mutationstheorie ist, dann löse man die Frage: Wie verschwindet aus dem Verbreitungsgebiet der Vater der Mutante? Wenn man will, kann man ja behaupten, die Mutante sei expansionskräftiger als die Stammform und komme deshalb in anderen Gebieten vor. Die eigentümlichen Konvergenzerscheinungen, die in der Systematik schon zu vielen Fehlern Anlaß gegeben haben, bedürfen in diesem Zusammenhang auch gründlicher Berücksichtigung.

Es gibt . . . sehr viele Ornithologen, die froh wären, wenn das einmal zusammenhängend bearbeitet würde. Das wäre doch Ihrer würdig. Es darf uns da kein Engländer zuvorkommen, denen es ja an und für sich bei dem viel größeren Material, das sie haben, viel leichter wäre . . .

Eine sehr dankbare Aufgabe für Sie wäre es auch, wieder einmal eine Nomenklaturliste im J. f. O. [Journal für Ornithologie] zu veröffentlichen und zwar für die Arten mit mehreren Formen innerhalb Deutschlands mit ungefähren Verbreitungsgrenzen (ich weiß genau, daß das keine scharfen Grenzen sein können). Das Material ließe sich bei der Häufigkeit der meisten in Betracht kommenden Arten mit nicht allzu großer Schwierigkeit beschaffen. Bei seltenen Arten bin ich natürlich Anhänger des Lönsschen Grundsatzes [G]: Lieber ein Loch in der Wissenschaft als in der Natur.

Mit ornithologischem Gruß
Ihr ergebener
Ernst Mayr" [H]

Erläuterungen zu obigem Brief

[A] A. B. Meyer & L. Wiglesworth (1898) sowie L. Wiglesworth (1898) hatten vorgeschlagen, bei klinal und gestuft klinal variierenden Arten nur die Extreme mit Subspezies-Namen zu kennzeichnen und einzelne Merkmalsstadien dazwischen fortlaufend zu numerieren.

[B] Görnitz (1923: 498) hatte gefolgert, „daß die Mehrzahl der geographischen Farbrassen der Vögel nicht das Produkt von Selektionswirkungen ist, sondern idiokinetisch durch Einwirkung klimatischer Faktoren entstanden ist".

[C] Hinweis auf zwei Paare von Zwillingsarten (*Luscinia luscinia/L. megarhynchos* und *Certhia brachydactyla/C. familiaris*), deren Partner sehr wahrscheinlich in geographischer Isolation von je einem gemeinsamen Vorfahren entstanden sind und heute als getrennte Arten in einer schmalen (Nachtigallen) bzw. breiten Überlappungszone (Baumläufer) in Mitteleuropa in sekundärem Kontakt stehen.

[D] Kleinschmidt (z. B. 1921: 27, Fußnote; 1926) stand der Abstammungslehre ablehnend gegenüber und diskutierte eine unabhängige Entwicklung aller Formenkreise (nicht von gemeinsamen Vorfahren). Mayr benutzt in seinem Brief Kleinschmidts Terminus Formenkreis rein deskriptiv im Sinne einer polytypischen Art (Rassenkreis).

[E] In seiner hervorragend illustrierten Monographien-Serie 'Berajah' hatte Kleinschmidt die geographische Variation und Ausbreitung zahlreicher Formenkreise diskutiert.

[F] Vom Girlitz (*Serinus serinus*) waren mehrere Subspezies aus Gebieten beschrieben worden (Deutschland, Polen), die diese Art erst im vorigen Jahrhundert besiedelt hatte. In seiner Dissertation über „Die Ausbreitung des Girlitz" wies Mayr (1926) wenig später nach, daß der Girlitz in diesen Gebieten nicht von den südlichen Ausgangspopulationen taxonomisch zu unterscheiden ist.

[G] Hermann Löns (1866—1914) war Heimatdichter, Faunist und Tierschützer.

[H] E. Mayr, dem ich 1992 eine Kopie seines damaligen Briefes schickte, schrieb mir: „Ich amüsiere mich köstlich über den langen Brief des „frechen kleinen Mayr". Ich hatte ihn total vergessen, und selbst das Lesen des Briefes hat keinerlei Erinnerung ausgelöst".

Erwin Stresemann hat dem Autor dieses Briefes sehr wahrscheinlich bei seinem nächsten Besuch in Berlin mündlich geantwortet und mag ihm bei dieser Gelegenheit von seiner Arbeit am Manuskript für den Aves-Band (1927—1934) des Handbuchs der Zoologie erzählt haben, die ihm sicher noch lange keine Zeit lassen würde, einen „allgemeinen Hartert" zu schreiben (Haffer 1994b). Der Brief des Medizinstudenten in Greifswald mag Stresemann auch Veranlassung gegeben haben, über dessen unbekümmerte und direkte Art nachzudenken (im Familienkreis bei Stresemanns wurde dieser später als der „freche" Mayr bekannt), aber er erkannte wohl auch den tiefen wissenschaftlichen Enthusiasmus des jungen Ornithologen. So nimmt es nicht wunder, daß Stresemann wenige Wochen nach Erhalt von Ernst Mayrs obigem Brief am 12. Juli 1924 an seinen väterlichen Freund Ernst Hartert nach Tring (England) schrieb (Hartert-Nachlaß im Archiv der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft, Zoologisches Museum Berlin, Ornithologische Abteilung):

— „Es besteht die beste Aussicht darauf, daß Dr. Rensch demnächst als Assistent dem Museum attachiert wird. Eine glänzende Acquisition! ²) Ich habe noch einen anderen werdenden Stern entdeckt, einen jungen studiosus med. mit dem seltenen Namen Mayr, von fabelhaftem systematischen Instinkt. Leider wird er wohl als praktischer Arzt verkümmern müssen. Könnte man doch immer den richtigen Mann an die richtige Stelle setzen!"

Zu diesem Zeitpunkt konnten weder Stresemann noch Hartert ahnen, daß dieser junge Studiosus weniger als 8 Jahre später Harterts Nachfolger als Kustos der ornithologischen Sammlung des Rothschild-Museums in Tring werden sollte! (Der Plan scheiterte, als die Sammlung 1932 an das American Museum of Natural History in New York verkauft wurde, wo sie Mayr, inzwischen dort angestellt, in Empfang nahm.)

---

²) Bernhard Rensch hatte seit 1922 wiederholt während der Ferienzeit als Student bei Stresemann in der ornithologischen Abteilung gearbeitet und verdankte dessen Fürsprache seine Anstellung 1925 am Zoologischen Museum in Berlin (Rensch 1979: 49). Er besuchte als Student von Halle aus auch O. Kleinschmidt. Seine Veröffentlichungen der 1920er und 1930er Jahre waren Beiträge zur Entwicklung der Populationssystematik. Von 1925 bis zu seiner Übersiedlung nach Münster 1937 assistierte Rensch dem Herausgeber des „Journal für Ornithologie", wie die Titelblätter jener Jahrgänge ausweisen.

Ernst Mayr kam ab 1923 wiederholt während der Ferienzeiten zu Stresemann nach Berlin und beschäftigte sich am Zoologischen Museum mit Vögeln der Tropen und anderer ferner Länder. Als er 1925 das medizinische Physikum in Greifswald bestanden hatte, überredete ihn Stresemann, von der Medizin zur Zoologie zu wechseln (und bei ihm zu promovieren), indem er ihm als „Köder" eine spätere Teilnahme an einer ornithologischen Expedition in die Tropen versprach. Er hielt dieses Versprechen als Lord Rothschild im Herbst 1927 Ernst Mayr auf Stresemanns Empfehlung hin anstellte, um für das Museum in Tring ab 1928 die Sammeltätigkeit von F. A. Eichhorn (der aus gesundheitlichen Gründen ausschied) in Neuguinea fortzusetzen.

Der oben ausführlich zitierte Briefabschnitt von Ernst Mayr ist aus mehreren Gründen von historischem Interesse:

1) Das große Werk von Ernst Hartert über „Die Vögel der paläarktischen Fauna" (1903—1922) lag gerade vollständig vor. Dieser Autor war vorwiegend Praktiker und hatte in seinen Veröffentlichungen keine Schlußfolgerungen zu den theoretischen Fragen der geographischen Variation und Artbildung aus seiner Arbeit an den Vogelfaunen verschiedener Erdteile gezogen. Er hatte nur an versteckten Stellen seine Auffassung über die Entstehung der geographischen Variation der Gefiederfärbung der Vögel durch direkte Einwirkung klimatischer Faktoren mitgeteilt (Hartert 1898: 26) und auf Beispiele hingewiesen, welche die Theorie der geographischen Artbildung stützen (z. B. Trauer- und Halsbandschnäpper, Hartert 1903—1922: 484). Wenn auch verschiedene Diskussionen über allgemeine Aspekte der geographischen Variation und Hybridisation bei Vögeln in der Literatur vorlagen (z. B. Stresemann 1919), kein Autor hatte bis dahin die ökologischen und historisch-dynamischen Hintergründe der Entstehung intraspezifischer Variation so klar und zusammenfassend schematisch illustriert und in Verbindung mit den damals neuen genetischen Erkenntnissen programmatisch, wenn auch nur stichwortartig angesprochen wie der junge Medizinstudent in Greifswald. Seine Meinung, daß es im Hinblick auf das Anwachsen des Datenmaterials an der Zeit wäre, einen „allgemeinen Hartert" zu schreiben, war nur zu berechtigt und zeigt sein frühes Interesse an der theoretischen Durchdringung von systematischen Tatsachen und an der Erarbeitung allgemeiner Gesichtspunkte. Ernst Mayrs besondere Fähigkeit zur kritischen Synthese, die viele seiner späteren Veröffentlichungen kennzeichnet, wird hier in den Anfängen deutlich.

2) Noch vertritt Mayr die Ansicht, daß graduelle geographische Variation der Gefiederfärbung durch direkte Einwirkung klimatischer Faktoren entsteht (im Sinne von Geoffroy Saint Hilaire, „Lamarckismus i. w. S."), eine Annahme, von der auch Hartert (s. oben) sowie noch Jahre später Rensch (1929) und Stresemann (1929) sowie viele anderen Biologen überzeugt waren; sie kannten damals nur die Alternative des sprunghaften Mutationismus der klassischen Genetiker (z. B. de Vries und Johannsen), die sie ablehnten. Da die genetischen Grundlagen der Vererbung in den 1920er Jahren noch nicht im Detail bekannt waren, unterschieden viele der damaligen Systematiker zwei Merkmalstypen bei Tieren: a) Graduell abändernde (blending) Merkmale, die für die Artbildung wichtig sind (wie z. B. die Intensität der Gefiederfärbung bei Vögeln der Kontinente) und deren genetische Grundlage unbekannt war; b) Merkmale, die 'mendeln' und nicht graduell abändern; sie wurden zumeist als für die Evolution unwichtig angesehen.

3) Zwar behandelt Mayr in seinem Brief die taxonomische Frage mit typologischem Unterton, ob diese oder jene Form eine Subspezies oder Spezies darstellt und als solche benannt werden soll oder nicht, jedoch verdeutlichen die auffälligen geographischen Barrieren, die ökologisch unterschiedlichen Regionen, die Pfeile (Abb. 1) sowie seine Kommentare die evolutionsbiologische Dynamik der taxonomischen Situation in anschaulicher Weise.

Auch im allgemeinen Teil seiner frühen Arbeit über Schneefinken (*Montifringilla*) befaßte sich Mayr (1927: 611—612) mit Problemen der Entstehung und der genetischen Grundlage der geographischen Variation. Er kritisiert die Genetiker, die „. . . sich bei ihren evolutionistischen Spekulationen nur auf Experimentalmaterial stützten. Sie versuchten also, die Faktoren der Artbildung zu ergründen, ohne die Beispiele zu benützen, die uns die Natur bietet." Er beklagt, „. . . wie wenig auch heute noch Genetik und Systematik zusammenarbeiten" und weist darauf hin, „. . . daß die Genetiker noch heute den nunmehr 170 Jahre alten (und in vieler Beziehung veralteten) Artbegriff linnéischer Fassung anwenden", den die Systematiker längst aufgegeben hätten. Diese sehr berechtigte Kritik bezog sich in erster Linie auf die Mutationisten unter den klassischen Genetikern (z. B. Johannsen); die neuen populationsgenetischen Arbeiten von Chetverikow, Dobzhansky, Baur der mittleren 1920er Jahre hatten Mayr noch nicht überzeugt.

Als Ernst Mayr im April 1930 aus der Südsee nach Berlin zurückkehrte, las er mit Bewunderung das Buch von Rensch (1929) über Rassenbildung und Artentstehung, das ganz im Sinne des Populationsdenkens der 'Neuen Systematik' geschrieben war, historisch-dynamische Aspekte berücksichtigte und allgemeine systematische Prinzipien, ausgehend von der Ornithologie, auf das gesamte Tierreich ausdehnte. Bei der Bearbeitung des Materials mehrerer Expeditionen nach Neuguinea und Melanesien am American Museum of Natural History, New York, seit Januar 1931 wandte Mayr dieselben Prinzipien an — z. B. führte er Renschs (1928) Terminus 'Artenkreis' als 'Superspezies' (Mayr 1931) in die internationale Literatur ein — und behandelte ausführlich die komplizierte geographische Variation und den Polymorphismus der Vogelarten verschiedener Gattungen als biologische Phänomene mit komplexer genetischer Grundlage.

„Systematics and the Origin of Species"

Ernst Mayr lernte 1935 in New York die Veröffentlichungen des Populationsgenetikers T. Dobzhansky kennen, insbesondere über geographische Variation von Marienkäfern, und erinnerte sich später an seinen Ausruf: „Here is finally a geneticist who understands us taxonomists!" (Mayr 1980b: 419, 1992: 2). Er korrespondierte sogleich mit ihm über die Notwendigkeit der Integration der Untersuchungsergebnisse genetischer und taxonomischer Forschung und berichtete ihm von seinen Studien an Vögeln der Südsee-Inseln, die ihn von der Plausibilität des Modells der graduellen geographischen Artbildung überzeugt hätten (contra Richard Goldschmidts Annahme der Artentstehung durch Saltation). Als Mayr nun mit den neuen Erkenntnissen der Genetik bekannt wurde, insbesondere mit der Tatsache, daß den geringfügigen 'Mutationen' und der genetischen Rekombination große Bedeutung zukommt, weil die natürliche Selektion auf beide ansprechen kann, gab er sogleich seine früheren larmarckischen (geoffroyistischen) Ansichten auf (ebenso wie in diesen Jahren auch Rensch und Stresemann in Berlin).

Als Dobzhansky 1936 New York besuchte, führte ihm Mayr das ausgezeichnete Material zur geographischen Variation und Speziation der Vögel der Südsee-Inseln vor, das diesen damals sehr beeindruckt hat (Mayr 1992). Durch seine Kontakte mit den Genetikern der Columbia Universität in New York wurde Mayr 1939 eingeladen, auf einem Symposium über das Thema „Speciation phenomena in birds" zu sprechen (Mayr 1940). Dieser Vortrag führte zu der weit ehrenvolleren Aufforderung, zusammen mit dem Botaniker Edgar Anderson 1941 die 4 Jesup Lectures an der Columbia Universität zu halten. Da Anderson nach diesen Vorträgen aus gesundheitlichen Gründen kein Manuskript für den Druck einreichen konnte, bat der Verlag (Columbia University Press) Ernst Mayr, seinen Beitrag so auszuweiten, daß er als eigener Band erscheinen konnte (Mayr 1991 b). Auf diese mehr zufällige Weise entstand sein bekanntes Buch „Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist" (1942), das zu einem Eckpfeiler der synthetischen Evolutionstheorie wurde.

In diesem Buch stellte Mayr die allgemeinen ornithologischen Ergebnisse der Whitney South Sea Expedition zusammen und machte die Denkweise der neuen Systematik sowie den Inhalt vieler Schriften von Stresemann und Rensch, die aus sprachlichen Gründen keine weite Verbreitung gefunden hatten, einem breiten internationalen Leserkreis zugänglich. Neben dieser Integration der amerikanischen und europäischen systematischen Traditionen und der Denkweisen waren es Mayrs klare eindringliche Darstellung und seine Interpretation vieler Tatsachen auf der Grundlage einer neuen Populationsgenetik, die zur Überwindung lamarckistischer und typologischer Ansichten in der damaligen Biologie führten und die Bedeutung der natürlichen Selektion auch für die Entstehung komplexer Strukturen und Anpassungen sowie der klinalen geographischen Variation überzeugend darlegten. Das Prinzip der allopatrischen Artbildung, das Populationsdenken in der Systematik, das theoretische Konzept der biologischen Art sowie die Betonung der „horizontalen" (geographischen) Evolution waren weitere allgemeine Gesichtspunkte (siehe auch Kramer 1948, Bock 1994 und Mayr 1992).

Ernst Mayr sammelte das Material für dieses Werk kontinuierlich, wenn auch mit langen Unterbrechungen, seit er im Mai 1924 als junger Student den oben im Auszug zitierten Brief an Dr. Stresemann geschickt hatte. Er selbst war es dann, der fast zwei Jahrzehnte später seine eigene Version eines „allgemeinen Hartert" bzw. der „Lehre von der geographischen Variation" und Artbildung unter dem Titel „Systematics and the Origin of Species" schrieb, nun aber erheblich erweitert durch die Einbeziehung vieler neuer Tatsachen der Systematik, Genetik und Biogeographie. Erwin Stresemann hatte sich seit den frühen 1930er Jahren, angeregt durch seine Arbeit am Manuskript der Aves (1927—1934) im Handbuch der Zoologie, verstärkt den allgemein-biologischen Problemen des Vogels (insbesondere dessen Physiologie und Ökologie) zugewandt. Rensch beschäftigte sich mit Problemen der Abstammungslehre, insbesondere der transspezifischen Evolution. Nach dem Zweiten Weltkrieg hat Mayr wiederholt die allgemeinen Grundlagen der Evolution und Artbildung kritisch diskutiert und dadurch den weiteren Fortschritt beeinflußt (Mayr 1963, 1970). In seinen umfassenden historischen Werken (Mayr 1982, 1991 a) werden die Zusammenhänge

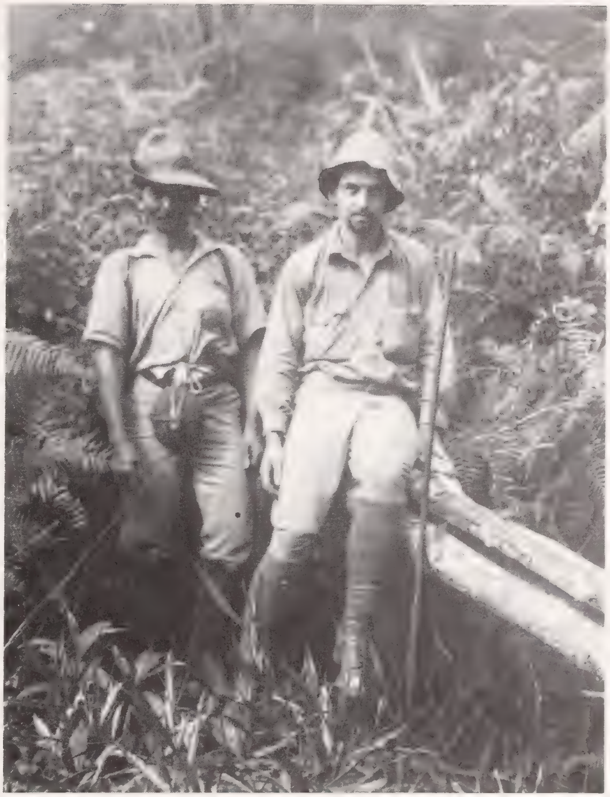


Abb. 2: Ernst Mayr (rechts) mit seinem malayischen mantri (Jäger und Präparator) 1928 in Neuguinea. Aus E. Mayr „A tenderfoot explorer in New Guinea", Natural History 32 (1932), S. 84.

deutlich, die zum heutigen Stand der Evolutionsbiologie geführt haben und deren Entwicklung er selbst maßgeblich mitbestimmt hat.

Danksagung

Ich danke Ernst Mayr für seine Einwilligung zur Veröffentlichung des hier besprochenen Briefausschnitts sowie für seine erläuternden Bemerkungen und die kritische Durchsicht dieses Manuskriptes. Er stellte ebenfalls Abb. 2 zur Verfügung. G. Mauersberger und B. Stephan (Zoologisches Museum Berlin) ermöglichten mir die Einsichtnahme in die Hartert-Briefe im Archiv der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft. I. Stoltenberg (Staatsbibliothek Preußischer Kulturbesitz Berlin, Handschriften-Abteilung) stellte freundlicherweise eine Kopie des hier besprochenen Briefes zur Verfügung.

Zusammenfasung

Im Frühjahr 1924 forderte der 19jährige Medizinstudent Ernst Mayr in Greifswald seinen Mentor Erwin Stresemann in Berlin brieflich dazu auf, einen „allgemeinen Hartert" oder „Die Lehre von der geographischen Variation" zu schreiben, d. h. die allgemeinen Erscheinungen

und theoretischen Hintergründe der geographischen Variation und Artbildung bei Vögeln zu analysieren auf der Grundlage der praktischen Arbeit von Ernst Hartert, dessen dreibändiges Werk „Die Vögel der paläarktischen Fauna" (1903—1922) gerade abgeschlossen vorlag. Der Briefautor erläuterte seine Aufforderung mit ausführlichen Kommentaren über die evolutionsbiologischen Ursachen von Rassenbildung und Hybridisation und illustrierte schematisch die Entstehung der Verbreitungsareale unterschiedlich differenzierter Formen. Damit wird Ernst Mayrs frühes Interesse an der theoretischen Durchdringung von systematischen Tatbeständen und der Erarbeitung einer kritischen Synthese der Probleme von Rassen- und Artbildung bei Tieren deutlich. Stresemann war jedoch in den 1920er Jahren mit der Arbeit am Manuskript für den Aves-Band im Handbuch der Zoologie voll beschäftigt, der 1927—1934 erschien. Anschließend verfolgte er verstärkt allgemein-biologische Fragen der Ornithologie. Ernst Mayr betonte 1927 schon in Berlin und wiederum 1935 in New York die Notwendigkeit der Integration der Ergebnisse der modernen Genetik und Systematik. Seine Untersuchungen in den 1930er Jahren über Südsee-Vögel, insbesondere der geographischen Variation, des Polymorphismus und der Artbildung, sowie seine Kontakte mit T. Dobzhansky und den Genetikern der Columbia Universität (New York) führten ihn dazu, daß er fast 2 Jahrzehnte nach seinem Brief (1924) an Stresemann eine eigene, wesentlich vertiefte und auf das gesamte Tierreich ausgedehnte Version eines „allgemeinen Hartert" schrieb, die unter dem Titel „Systematics and the Origin of Species" (1942) erschien und einer der Eckpfeiler der synthetischen Evolutionstheorie wurde.

Literatur

Bock, W. J. (1994): Ernst Mayr, naturalist: His contributions to systematics and evolution, — Biology and Philosophy 9 (im Druck).

Dobzhansky, T. (1937): Genetics and the origin of species. — New York.

Görnitz, K. (1923): Ueber die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentfarben der Vogelfedern. — J. Orn. 71: 456—511.

Haffer, J. (1992): The history of species concepts and species limits in ornithology. — Bull. Brit. Orn. Club Suppl. 112A: 107—158.

Haffer, J. (1994a): Die Seebohm-Hartert 'Schule' der europäischen Ornithologie. — J. Orn. 135: 37—54.

Haffer, J. (1994b): The genesis of Erwin Stresemann's Aves (1927—1934) in the Handbuch der Zoologie, and his contribution to the evolutionary synthesis. — Archives of Natural History, im Druck.

Hartert, E. (1898): Ueber v. Berlepschs und Prof. Koenigs Vorträge. — Abh. Ber. Zool. Anthropol.-Ethnogr. Mus. Dresden 7: 25—31.

Hartert, E. (1903—1922): Die Vögel der paläarktischen Fauna. — 3 Bände. Berlin.

Kleinschmidt, O. (1921): *Parus Salicarius*. Berajah (Zoographia Infinita), 1912—1937. Halle.

Kleinschmidt, O. (1926): Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Eine Reform der Abstammungslehre und der Rassenforschung zur Anbahnung einer harmonischen Weltanschauung. — Halle.

Kramer, G. (1948): Besprechung von Mayr (1942). — Orn. Ber. 1: 149—164.

Mayr, E. (1923): Die Kolbenente (*Nyroca rufina*) auf dem Durchzug in Sachsen. — Orn. Monatsber. 31: 135—136.

Mayr, E. (1926): Die Ausbreitung des Girlitz (*Serinus canaria serinus* L.). — J. Orn. 74: 571—671.

Mayr, E. (1927): Die Schneefinken (Gattungen *Montifringilla* und *Leucosticte*). — J. Orn. 75: 596—619.

Mayr, E. (1931): Birds collected during the Whitney South Sea expedition. XII. Notes on *Halcyon chloris* and some of its subspecies. — Amer. Mus. Novitates No. 469: 1—10.

Mayr, E. (1940): Speciation phenomena in birds. — Amer. Naturalist 74: 249—278.

Mayr, E. (1942): Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist. — New York.

Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. — Cambridge, Massachusetts.

Mayr, E. (1970): Populations, species and evolution. — Cambridge, Massachusetts.

Mayr, E. (1980a): The role of systematics in the evolutionary synthesis. — p. 123—136, in: Mayr, E. & W. B. Provine (eds.) The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology. Cambridge, Massachusetts.

Mayr, E. (1980b): How I became a Darwinian, p. 413—423, in: Mayr, E. & W. B. Provine (eds.) The evolutionary synthesis. Cambridge, Massachusetts.

Mayr, E. (1980c): Germany — Introduction, p. 279—284, in: Mayr, E. & W. B. Provine (eds.) The evolutionary synthesis. Cambridge, Massachusetts.

Mayr, E. (1981): Evolutionary biology, p. 147—157. — In: Shropshire, W. (ed.), The joys of research. Washington, D. C.

Mayr, E. (1982): The growth of biological thought. — Cambridge, Massachusetts.

Mayr, E. (1991a): One long argument. Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought. — Cambridge, Massachusetts.

Mayr, E. (1991b): Reminiscences of the first Whitney-Rothschild curator. Unpubl. manuscript.

Mayr, E. (1992): Controversies in retrospect. — Oxford Surveys in Evolutionary Biology 8: 1—34.

Mayr, E. & W. B. Provine, eds. (1980): The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology. — Cambridge, Massachusetts.

Meyer, A. B. & L. W. Wiglesworth (1898): The birds of Celebes and the neighbouring islands. 2 vols., Berlin.

Rensch, B. (1928): Grenzfälle von Rasse und Art. — J. Orn. 76: 222—231.

Rensch, B. (1929): Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. — Berlin.

Rensch, B. (1934): Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien. — Leipzig.

Rensch, B. (1979): Lebensweg eines Biologen in einem turbulenten Jahrhundert. — Stuttgart.

Scharnke, H. (1931): Ornithologische Beobachtungen in der Umgebung von Greifswald. Mit Benutzung der Aufzeichnungen von Herbert Kramer und Ernst Mayr. — Dohrniana (Abh. Ber. Pommerischen Naturforsch. Ges.) 11: 40—86.

Stresemann, E. (1919): Über die Formen der Gruppe *Aegithalos caudatus* und ihre Kreuzungen. — Beitr. zur Zoogeogr. der paläarktischen Region 1: 3—24.

Stresemann, E. (1920): Die taxonomische Bedeutung qualitativer Merkmale. — Orn. Beob. 17: 149—152.

Stresemann, E. (1926): Uebersicht über die „Mutationsstudien" I—XXVI und ihre wichtigsten Ergebnisse. — J. Orn. 74: 377—385.

Stresemann, E. (1927—1934): Aves. — In: Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie, Band 7, 2. Hälfte, Berlin.

Stresemann, E. (1929): Besprechung von Rensch (1929). — Orn. Monatsber. 37: 155—156.

Wiglesworth, L. W. (1898): On formulae for indicating the variation of a species within itself. — Abh. Ber. Zool. Anthropol.-Ethnogr. Mus. Dresden 7: 32—33.

Dr. Jürgen Haffer, Tommesweg 60, D-45149 Essen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 2	S. 125—128	Bonn, Oktober 1994

A record of *Dimorphognathus africanus* from Bioko, Equatorial Guinea, and deletion of *Phrynodon sandersoni* from the faunal list of this island (Anura: Ranidae: Petropedetinae

Wolfgang Böhme

Abstract. The record of *Phrynodon sandersoni* from Fernando Poo (= Bioko), Equatorial Guinea, by Mertens (1968, see also Amiet 1981) was based on misidentified specimens of *Dimorphognathus africanus*, which were not recorded before from that island.

Key words. Anura, Ranidae, *Dimorphognathus*, *Phrynodon*, Equatorial Guinea, Bioko, new record and deletion.

Dimorphognathus africanus (Hallowell, 1857) and *Phrynodon sandersoni* Parker, 1935 are two species of formally monotypic petropedetine ranid genera each (Frost 1986), although Amiet (1978: 7) listed another unnamed species for the former and two further unnamed species for the latter genus. In their general habitus, they both resemble *Phrynobatrachus*, a taxonomically most difficult, closely related genus. They are distinguished, however, by the possession of enlarged "teeth" in the lower jaw (to which both generic names are referring) being confined to the male in *Phrynodon*, but present in both sexes in *Dimorphognathus*. Moreover, these enlarged "teeth" are followed by smaller mandibular teeth in the latter, whereas they are isolated on an otherwise toothless lower jaw in the former. *Phrynodon*, in addition, has femoral glands in both sexes, well developed, trapezoid digital undivided disks (divided in the likewise related *Petropedetes*), T-shaped terminal phalangae and a body size of only 22—26 mm (Perret 1966: 367f.). In contrast, *Dimorphognathus* lacks femoral glands and T-shaped terminal phalangae, but has a peculiar suprametacarpal gland in the male. It reaches 25—28 mm body length in males and 28—30 mm in females (Perret 1966). Geographically, it is confined to South Cameroon, Gabun and adjacent Congo, whereas *Phrynodon* has an even more restricted distribution area, viz. Kribi and Efulen in southern Cameroon, and Nsoung in the Manengouba Mts belonging to the West Cameroon volcanic system (Perret 1966: 367, Amiet 1981: 1, Frost 1985: 451).

Two years after Perret's (1966) monumental work on the amphibians of Cameroon, Mertens (1968: 81) recorded *Phrynodon sandersoni* for the first time from Fernando Poo (now Bioko, Equatorial Guinea), based on 4 specimens collected by M. Eisentraut in 1966 (see also Eisentraut 1973: 301). Of these, two are catalogued under ZFMK 5885 (Parador above Musola, 800 m) and ZFMK 5886 (Bonyoma, 450 m). The two remaining specimens have been retained by Mertens (1968) in the course of his work on Eisentraut's material and are now catalogued under SMF 64988—989, both being from the Parador above Musola, as ZFMK 5885.

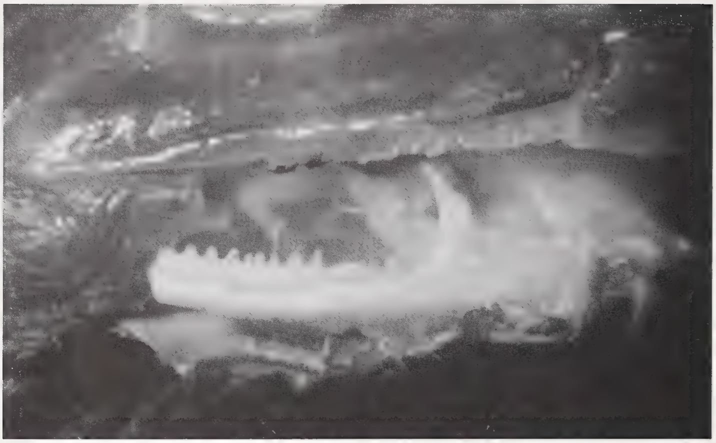


Fig. 1: Right lower jaw of *Dimorphognathus africanus* from Fernando Poo (= Bioko): male ZFMK 5886. phot. C. Esch (ZFMK).

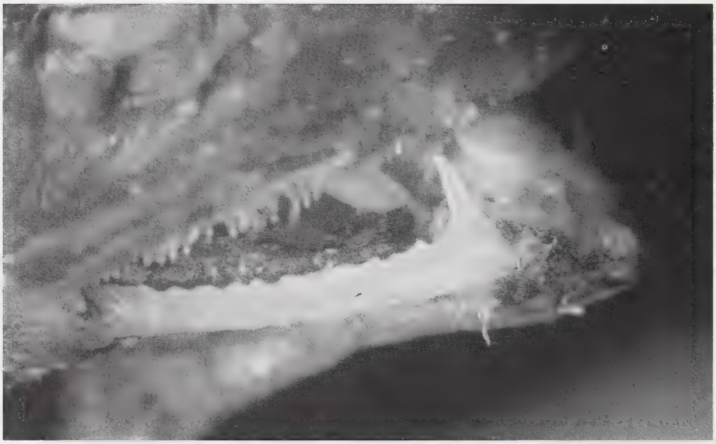


Fig. 2: Right lower jaw of *D. africanus* from Fernando Poo (= Bioko): female ZFMK 5885. phot. C. Esch (ZFMK).

The two ZFMK specimens are a couple, the female being from Parador and the male being from Bonyoma. With 29 resp. 27 mm SVL they are bigger than the dimensions recorded for this species (see Perret 1966: 369). They both have enlarged mandibular "teeth" followed by smaller ones (Fig. 1 and 2), they lack femoral glands, but the male has very distinct metacarpal glands (Fig. 3). The terminal phalangae are neither trapezoid nor T-shaped. The two SMF specimens are both males and agree with the ZFMK male in the above mentioned characters. Therefore, the frogs fit the definition of *Dimorphognathus* and not of *Phrynodon*, both by their size and their diagnostic characters. Whereas the three specimens from the Parador above Musola (800 m: ZFMK 5885 and SMF 64988—989) agree well also in their outer

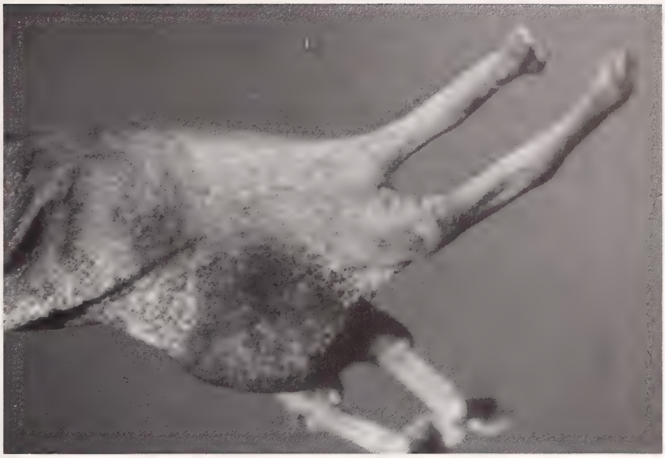


Fig. 3: Suprametacarpal gland on left manus of *D. africanus* from Fernando Poo (= Bioko): male ZFMK 5886. phot. C. Esch (ZFMK).

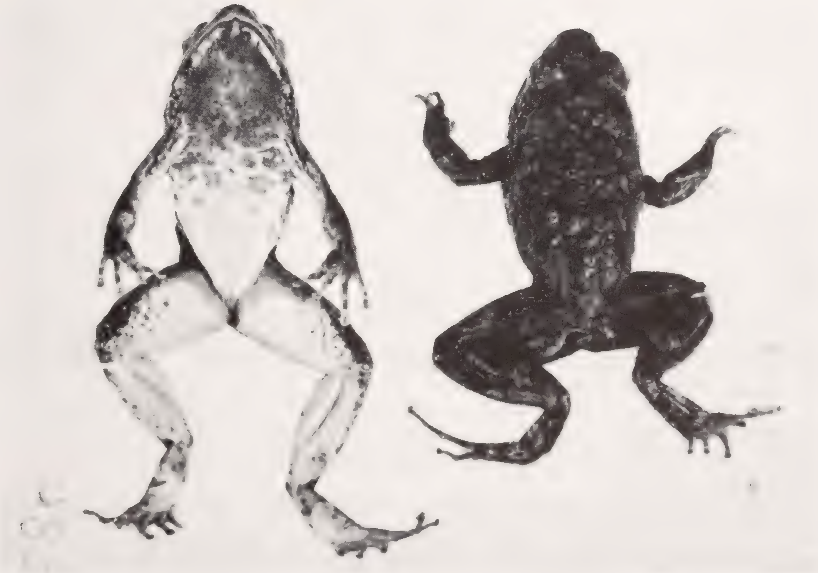


Fig. 4: Ventral and dorsal view of two males (SMF 64988—989) of *D. africanus* from Fernando Poo (= Bioko). phot. H. Meurer (ZFMK).

appearance (as shown in Fig. 4), the male ZFMK 5886 from Bonyoma has a more slender habitus, a less rugose skin and a light vertebral line, but otherwise shows clearly the diagnostic features of *Dimorphognathus*. It seems, thus, clear that the Fernando Poo specimens have been misidentified by Mertens (1968). Consequently, *Phrynodon sandersoni* has to be deleted from the list fo the amphibian species known from Bioko. It has to be replaced by *Dimorphognathus africanus*, which is recorded here from Bioko for the first time.

Also in the case of *Dimorphognathus africanus* a ZFMK record has to be corrected. The voucher specimens, collected and recorded by Joger (1982:321) from NE of Buea at Mt Cameroon (1100 m) were "habitually identified after Perret (1966)" (Joger 1982). They have some resemblance with the photograph in Perret (1966: 367, fig. 35), but lack enlarged mandibular teeth and suprametacarpal glands in the males. They are clearly representatives of *Phrynobatrachus*. On the basis of their reduced webs on the hindfeet and the montaineous locality they could tentatively be assigned to *Phrynobatrachus manengoubensis* (sensu Amiet 1970: 93), which was, however, subsequently placed into the synonymy of *P. werneri* (see Amiet 1978: 6).

Acknowledgements

I thank Dr. Konrad Klemmer, Frankfurt, for loaning me the SMF specimens in his care. Further help was provided by Thomas Wilms, Bad Dürkheim. Photographic assistance by Christoph Esch and Horst Meurer (both ZFMK) is also gratefully acknowledged.

Zusammenfassung

Der durch Mertens (1968) publizierte Nachweis von *Phrynodon sandersoni* von der Insel Fernando Poo (heute Bioko), Äquatorial-Guinea, beruht auf fehlbestimmten Exemplaren von *Dimorphognathus africanus*, die ihrerseits von dieser Insel bisher nicht bekannt waren.

Résumé

Mertens (1968) a signalé *Phrynodon sandersoni* de l'île de Fernando Pô (= Bioko), Guinée Équatoriale, basé sur les individus identifiés à faux comme *Dimorphognathus africanus*. Ce dernier n'était pas connu de cette île.

Literatur

Amiet, J.-L. (1970): Les batraciens orophiles du Cameroun. — Ann. Fac. sci. Cameroun, Yaoundé 5: 83—102.

Amiet, J.-L. (1978): Liste provisoire des amphibiens du Cameroun. — Yaoundé (Lab. Zool.), 20 pp.

Amiet, J.-L. (1981): Écologie, éthologie et développement de *Phrynodon sandersoni* Parker, 1939 (Amphibia, Anura, Ranidae). — Amphibia-Reptilia 2: 1—13.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltiere von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. 3: 1—425.

Frost, D. R., ed. (1985): Amphibian species of the world. — Lawrence, Kansas, 732 pp.

Joger, U. (1982): Zur Herpetofaunistik Kameruns (II). — Bonn. zool. Beitr. 33: 313—342.

Mertens, R. (1968): Zur Kenntnis der Herpetofauna von Kamerun und Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 19: 69—84.

Perret, J.-L. (1966): Les amphibiens du Cameroun. — Zool. Jahrb. Syst. 8: 289—464.

Priv.-Doz. Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, F. R. Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 2	S. 129—136	Bonn, Oktober 1994

Discovery of mummified extinct giant lizards (*Gallotia goliath*, Lacertidae) in Tenerife, Canary Islands

Carolina Castillo, Juan C. Rando & José F. Zamora

Abstract. Two mummified specimens of the extinct giant lizard *Gallotia goliath* have recently been discovered in the island of Tenerife (Canary Islands). For the first time they allow the study of the species' external morphology. It is characterized by its large size (estimated length >1,5 m) and a low number of temporal scales. Pholidotic characteristics and the dentition provide evidence for a closer relationships between *G. goliath* and *G. simonyi*, a species which has recently disappeared from the Roque Chico de Salmor but has survived on the island of El Hierro. *Gallotia goliath* probably became extinct in Tenerife as a consequence of habitat perturbations resulting from human impact and the introduction of new predators. Also, competition between juvenile giant lizards and adults of the smaller species *G. galloti* may have contributed to the decline of the giant lizard.

Key words. Lacertidae, *Gallotia goliath*, extinction, taxonomy.

Introduction

Lizards of the genus *Gallotia* are endemic to the Canary Islands. The largest species of the family Lacertidae belong to this genus. The recent discovery of two specimens of mummified giant lizards in the Barranco de las Moraditas in Tenerife was an unexpected event in the Canarian archipelago (Fig. 1). The remains studied were contained within the fill-in of a small cavity in basaltic materials of the volcanic Series III dating from the Quaternary (Ancochea et al. 1990). The mummified specimens allow, for the first time, the description of the external morphological characteristics of the extinct species *Gallotia goliath* (Mertens 1942). A tendency to gigantism is observed in this group of lacertids, both in the fossil record and in some extant populations. This tendency is likewise observed in the current small-sized species living under conditions of maximum isolation and in an small habitat (Martín 1985, López-Jurado & Mateo 1992).

External morphology

The mummified specimens of *Gallotia goliath* are large in size (Table 1), with flattened head, cheeks very broad and snout slender, with estimated snout-vent length based on the length of the head 463 and 546,4 mm, respectively. The rostral scale is in contact with the nostril, and a single postnasal in contact with the first and second upper labials; there are five upper labials anterior to the subocular. Four supraocular scales, six supraciliaries and at least six supraciliar granules are present. Two frenoculars, posterior loreal larger than the anterior. Scales of the temporal region generally large, numbering 22—25 in one specimen and 21 in the other. Masseteric and tympanic shields large. Two supratemporal scales are observed, the anterior very elongated and larger than the posterior (Figs 2 and 4a). An occipital scale of triangular-trapezoidal shape is present dorsally. The frontal scale is square-

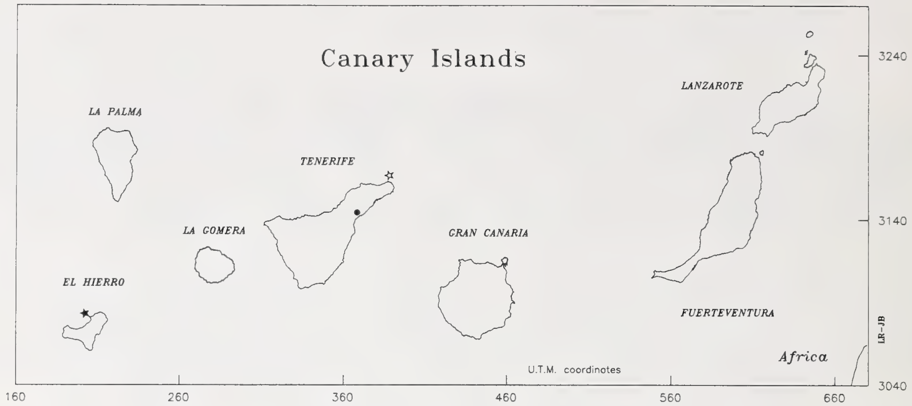


Fig. 1: Geographical location of the Barranco de Las Moraditas (BM) fossil site from the Canary Islands. This archipelago comprises seven larger islands and some islets in the Atlantic Ocean west of the coast of southern Morocco. — (1) Location where the mummified lizards were found. (2) Roque Chico de Salmor. (3) Roque de Fuera de Anaga.

shaped (Fig. 3 b). On the ventral face there are six submaxillars on either side, totally separated (Fig. 3 a). The collar is present. The number of gular scales is greater than thirty-four since these can extend from the collar to the mental scale (Fig. 3 a). The dorsal scales are keel-like. Some square-shaped, large (6,98 x 5,10 mm) ventral scales are present. The teeth are tricuspidal, with the central cusp well developed. The number and form of the premaxillary, maxillary and dentary teeth of the mummified specimens correspond with those described for *Gallotia goliath* by other authors (Mertens 1942, Bravo 1953, Hutterer 1985).

Table 1: Quantification of some morphological characteristics of the extinct and extant giant lizards of the genus *Gallotia*. BM-1 and BM-2 are the mummified lizards studied. The other data are from the following sources: *G. goliath*, Hutterer 1985; *G. maxima*, Bravo 1953, Hutterer 1985; *G. s. simonyi*, Hutterer 1985, Machado 1985 a, Salvador 1971; *G. s. machadoi*, Machado 1985 a; *G. stehlini*, López Jurado 1985, Mateo & López Jurado 1992, Salvador 1985, Bischoff 1985. The data separated by a bar (/) correspond to individual specimens, those separated by a dash (—) correspond to means. SVL: snout-vent length (mm). PL: pileus length (mm) from snout to end of parietal bones. SPG: supraciliar granules. SPC: supraciliar scales. TEM: temporal scales. PREM: premaxillary teeth. MAX: maxillary teeth. DEN: dentary teeth.

	BM-1	BM-2	*Gallotia goliath*	*Gallotia maxima*	*G. simonyi simonyi*	*G. simonyi machadoi*	*Gallotia stehlini*
SVL	463	546,40	—	—	255, 224	162,50	<280
PL	76,84	90,62	—	—	60, 50,40	35,66	45—33
SPG	6/7	—	—	—	12/14	7—12	11—12
SPC	6/—	—	—	—	8/8	5—8	5—7
TEM	22/25	21/—	—	—	23—39	54—66	>70
PREM	9	9	9	11—12	7	—	7—11
MAX	25	25	24—28	33	16—20	—	15—25
DEN	32/31	30/31	31	36	20—26	—	16—29

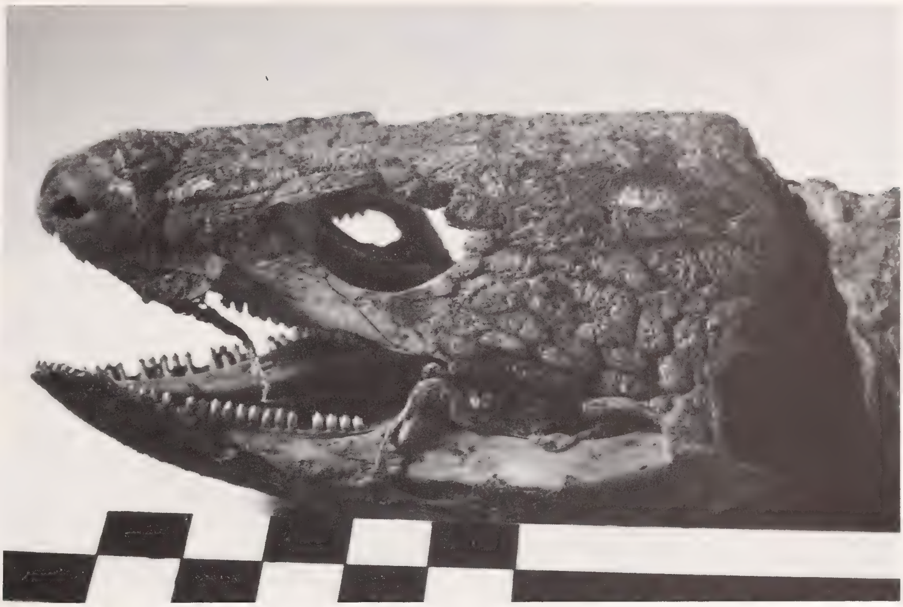


Fig. 2: Photograph of the mummified specimen (BM-2) of *Gallotia goliath* from Tenerife. Lateral view of the head showing the temporal scales and the dentary-maxillary teeth.

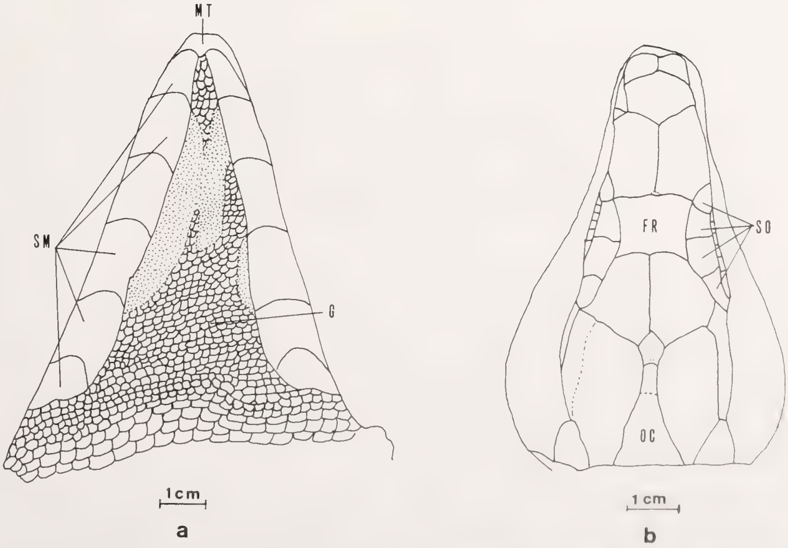


Fig. 3: Ventral (a) and dorsal (b) view of the head of mummified specimen BM-1, SM: submaxillar scales; MT: mental scale; G: gular scales (reconstructed); FR: Frontal; OC: occipital; SO: supraocular.

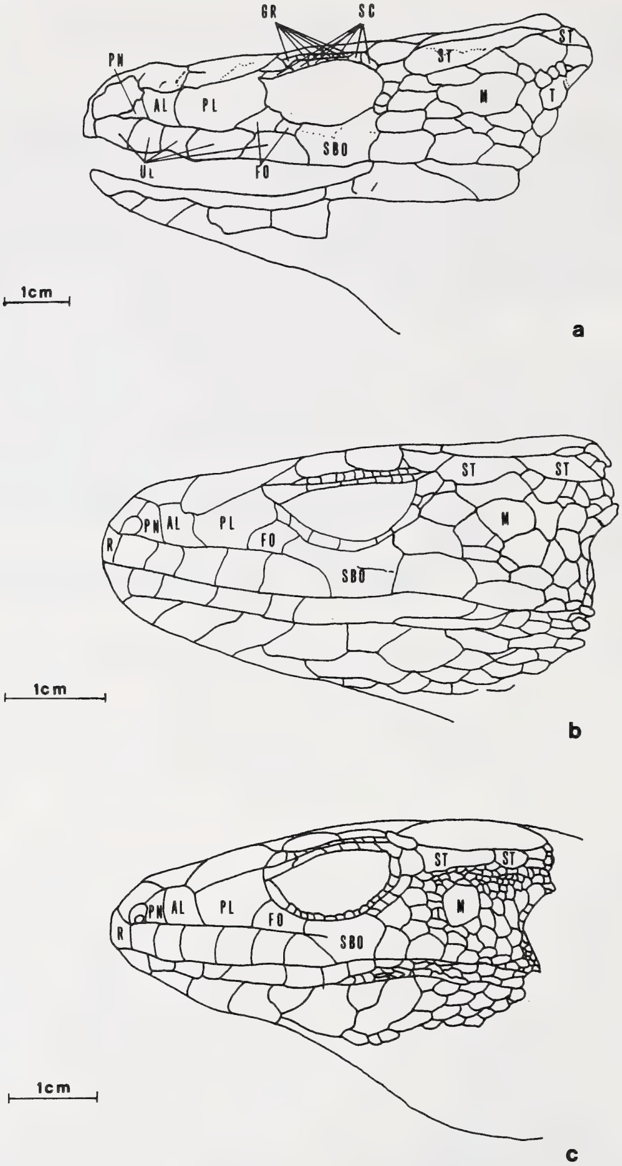

GR
SC
PN
ST
ST
AL
PL
M
T
SBO
UL
FO
1cm
a
ST
ST
PN
AL
PL
R
FO
M
SBO
1cm
b
ST
ST
PN
AL
PL
M
FO
R
SBO
1cm
c

Fig. 4: Comparisons of the pholidotic traits in the large extinct and extant lizards of the Canary Islands. a: *Gallotia goliath*, mummified specimen BM-1. b: *Gallotia s. simonyi*, recently extinct species of the Roque Chico de Salmor (from Machado 1985a). c: *Gallotia stehlini*, extant species of Gran Canaria (from Barbadillo Escriva 1987). AL: anterior loreal scale; FO: frenocular; GR: supraciliar granules; M: masseteric; PL: posterior loreal; PN: postnasal; R: rostral; SBO: subocular; SC: supraciliaries; ST: supratemporal; T: tympanic.

Comparisons

The number of temporal scales in the mummified specimens is smaller or overlaps the lower limit of the variation in *Gallotia s. simonyi* (Table 1). The number of premaxillary, maxillary and dentary teeth is larger than in the Roque de Salmor species. The small number of temporal scales, the presence of both a large masseteric and tympanic scale are also observed in *Gallotia simonyi* (Machado 1985a) (Fig. 4b), although the body size and the relative size of the scales are greater in the extinct species.

The large-sized *Gallotia stehlini* from Gran Canaria (and Fuerteventura) differs from the mummified giant lizards inasmuch as the rostral scale is separated from the nostril, the scales of the temporal area are smaller and higher in number (>70), and the number of dentary cusps is greater in the maxillary and mandibulary teeth (Fig. 4c and Table 1).

In the extinct species *Gallotia maxima* (Bravo 1953) the numbers of premaxillar, maxillar, dental and pterygoid teeth are larger than in the mummified specimens. In specimen BM-1 there are two parallel rows of pterygoid teeth (approximately 18 teeth) but in specimen BM-2 they are not present. The body size of *Gallotia maxima* is larger than in the lizards described in this paper (Bravo 1953, Hutterer 1985).

Discussion

The giant lizards from Barranco de las Moraditas resemble the recently extinct lizard of El Hierro (*Gallotia simonyi*) in external morphology and dentary tooth shape, although the mummified *Gallotia goliath* had a higher number of teeth, a lower number of temporal scales and a larger body size (Table 1), suggesting a close relationship between these two forms.

Differences in size and number of teeth exist between the mummified remains and the fossil *Gallotia maxima*. This species and *Gallotia goliath* have been considered to be synonymous by Gasc (1971) and Castanet & Baez (1991), but no evidence has been put forward. We believe that an exhaustive revision of this group of fossil lizards is necessary before such conclusions can be drawn. Also the variation of pterygoid teeth, as observed in the two mummified specimens and noted also by Izquierdo et al. (1989), requires further study.

It would seem that, due to osteological and dentary similarities between the extinct and extant giant lizards of Tenerife, La Gomera, El Hierro and La Palma (pers. observ.), as well as the external morphological similarities between the mummified specimens of Tenerife and *G. simonyi simonyi* of El Hierro, the taxonomic situation of these animals in the past could have been similar to that of the small-sized lizards *Gallotia galloti* currently inhabiting these islands (Tab. 2), that is, a species with several geographic subspecies (Bischoff 1982).

Differences in body size of about 15 %, as observed in the two mummified specimens, also exist in fossil and extant forms of *Gallotia stehlini* (López Jurado 1985) and *G. simonyi* from the island of El Hierro (Machado 1985) and in the present-day populations of *Gallotia galloti* in Tenerife, La Palma, La Gomera and El Hierro (Bischoff 1982, 1985), and may be due to sexual dimorphism. A similar variation has been observed in *Gallotia atlantica* in the island of Lanzarote (López Jurado

Table 2: Geographical distribution of living and recently extinct* species and subspecies of the genus *Gallotia* in the Canarian archipelago.

Species	Subspecies	Islands
G. galloti	*galloti*	S Tenerife
	eisentrauti	N Tenerife
	insulanagae	Roque de Fuera de Anaga (Tenerife)
	palmae	La Palma
	gomerae	La Gomera
	caesaris	El Hierro
G. atlantica	*atlantica*	Lanzarote except NE
	laurae	NE Lanzarote
	ibanezi	Alegranza
	delibesi	Gran Canaria
	mahoratae	Fuerteventura and Lobos
G. stehlini		Gran Canaria (and Fuerteventura)
G. simonyi	*simonyi**	Roque Chico de Salmor (El Hierro)
	machadoi	NW El Hierro

& Mateo 1992). A tendency towards gigantism is known in *Gallotia* when the inhabited area is small, as in the islet of Roque Chico de Salmor (approx. 800 m^2) (*G. s. simonyi*), the Roque de Fuera de Anaga (Martín 1985) (3.600 m^2) (*G. gallotia insulanagae*), and in different habitat islands ("malpaís" and "islotes") of Lanzarote (López Jurado & Mateo 1992) (*G. atlantica*).

The causes for the extinction of the giant lizards in Tenerife may be complex. The Canarian aborigines may have used them as a source of food. New predators like cats and dogs, first introduced by the aborigines (Hutterer 1990) and subsequently followed by the Europeans, had a negative impact on the populations of giant lizards, the size of which rendered them a suitable prey (Machado 1985b). A comparable impact was concluded by Pregill (1981) in his studies of the fossil reptile fauna of Puerto Rico. A further factor that may explain the disappearance or relict distribution of the giant lizards in the Canaries may have been competition between juvenile giant lizards and adult small-bodied lizards (Arnold 1993). In most islands where the large-sized lizards have become extinct or are in danger of disappearing, there exists a small-sized species. The island of Gran Canaria is an exception as besides the large *G. stehlini* the small *G. atlantica* is present, although the latter occurs very localized and may have been recently introduced (Barquín & Martín 1982).

Acknowledgements

We would like to express our most sincere thanks to J. D. Delgado for his photographs, to R. Hutterer, A. Martín and M. Nogales for their bibliographic advice and to M. López for her help with the figures.

Zusammenfassung

Es wird über die Entdeckung zweier mumifizierter Rieseneidechsen auf der Insel Teneriffa (Kanarische Inseln) berichtet. Die weitgehende Erhaltung des Schuppenkleides gestattet zum erstenmal eine genauere Beschreibung der ausgestorbenen Art *Gallotia goliath*. Diese Rieseneidechse zeichnet sich durch ihre Größe (geschätzt über 1,5 m) und eine niedrige Anzahl

von Temporalschuppen aus. Merkmale der Beschuppung und der Zahnmorphologie belegen eine nähere Verwandschaft zwischen *G. goliath* und *G. simonyi*, einer Art, deren Population auf dem Roque Chico de Salmor vor kurzem ausgestorben ist und von der noch eine Reliktpopulation auf der Insel Hierro existiert. Rieseneidechsen sind wahrscheinlich auf Teneriffa als Folge menschlicher Eingriffe in den Lebensraum und von Verfolgung sowie des Einflusses von neuen Prädatoren ausgestorben. Auch Konkurrenz zwischen juvenilen *G. goliath* und Adulten der kleineren Art *G. galloti* könnte den Populationsrückgang der Rieseneidechse beeinflußt haben.

Literature

Ancochea, E., J. M. Fuster, E. Ibarrola, A. Cendrero, J. Coello, F. Hernán, J. M. Cantagrel & C. Jamond (1990): Volcanic evolution of the island of Tenerife (Canary Islands) in the light of new K-Ar data. — J. Volcanol. Geotherm. Res. 44: 231—249.

Arnold, E. N. (1973): Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool. (25) 8: 291—366.

Barbadillo Escriva, L. J. (1987): La Guía de Incafo de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. Incafo S. A. Madrid: 380 pp.

Barquín, J. & A. Martín (1982): Sobre la presencia de *Gallotia* (= *Lacerta*) *atlantica* (Peters y Doria 1982) en Gran Canaria (Rep. Lacertidae). — Doñana, Acta Vertebrata 9: 377—380.

Bischoff, W. (1982): die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Duméril & Bibron 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 33: 363—382.

Bischoff, W. (1985): Die Rieseneidechsen der Gattung *Gallotia*. — Herpetofauna, Weinstadt 38: 11—21.

Bravo, T. (1953): *Lacerta maxima* n. sp. de la fauna continental extinguida en el Pleistocene de las Islas Canarias. — Estud. Geol. 17: 7—34.

Castanet, J. & M. Baéz (1991): Adaptation and evolution in *Gallotia* lizards from the Canary Islands: age, growth, maturity and longevity. — Amphibia-Reptilia 12: 81—102.

Gasc, J. P. (1971): Les variations columnaires dans la région présacrée des sauriens. Application à la reconstitution de *Lacerta goliath* Mertens. — Annal. Paléont. 57: 133—155.

Hutterer, R. (1985): Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Insel Gomera. — Bonn. zool. Beitr. 36: 365—394.

Hutterer, R. (1990): Remarks on a presumed record of *Felis margarita* from Tenerife, Canary Islands. — Vieraea 19: 169—174.

Izquierdo, I., A. L. Medina & J. J. Hernández (1989): Bones of giant lacertids from a new site on El Hierro (Canary Island). — Amphibia-Reptilia 10: 63—69.

López Jurado, L. F. (1985): Los reptiles fósiles de la Isla de Gran Canaria (Islas Canarias). — Bonn. zool. Beitr. 36: 355—364.

López Jurado, L. F. & J. A. Mateo (1992): Two models of evolution in Canarian lizards based on the use of spatial resources. — Biol. J. Linn. Soc. 46: 25—37.

Machado, A. (1985a): New data concerning the Hierro Giant lizard and the Lizard of Salmor. — Bonn. zool. Beitr. 36: 429—470.

Machado, A. (1985b): Hypothesis on the reasons for the decline of the large lizards in the Canary Islands. — Bonn. zool. Beitr. 36: 563—575.

Martín, A. (1985): Los lagartos de los roques del norte de Tenerife. — Bonn. zool. Beitr. 36: 517—528.

Mateo, J. A. & L. F. López Jurado (1992): Study of dentition in lizards from Gran Canaria Island (Canary Islands) and its ecological and evolutionary significance. — Biol. J. Linn. Soc. 46: 39—48.

Mertens, R. (1942): *Lacerta goliath* n. sp., eine ausgestorbene Rieseneidechse von den Kanaren. — Senckenbergiana 25: 330—339.

Pregill, G. (1981): Late Pleistocene herpetofaunas from Puerto Rico. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Misc. Publ. 71: 1—72.

Pregill, G. (1986): Body size of insular lizards: a pattern of Holocene dwarfism. — Evolution 40: 997—1008.
Salvador, A. (1971): Nota sobre el lagarto negro gigante de Canarias, *Lacerta simonyi.* — Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.) 69: 317—320.
Salvador, A. (1985): Guía de campo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. Santiago García (Edit): 212 pp.

Carolina Castillo, Juan C. Rando, Departamento de Biología Animal, Universidad de La Laguna, 38206 La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain. — José F. Zamora, C/El Mollero, nº 21, 38291 Tenerife, Canary Islands, Spain.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 2	S. 137—146	Bonn, Oktober 1994

Cheilosia bracusi, a new hoverfly from the mountains of Central and Southern Europe (Diptera: Syrphidae)

Ante Vujić & Claus Claussen

Abstract. *Cheilosia bracusi* sp. n. is described and figured, based on material from the mountains of the Balkan and Apennine peninsulas, the Alps, and from the Pyrenees. The new species is closely related to *Cheilosia chloris* Meigen and *Cheilosia melanura* Becker. Keys to separate *C. bracusi* from similar Palaearctic species are given. Records of *C. bracusi* are presented for Greece, Bulgaria, former Yugoslavia, Italy, France and Spain. Available biological information on the new species is summarised.

Key words. Diptera, Syrphidae, *Cheilosia bracusi*, new species, Balkan peninsula, Apennine peninsula, Alps, Pyrenees.

Introduction

The genus *Cheilosia* Meigen, 1822 with over 400 species, is one of the largest genera of the family Syrphidae. It is predominantly Holarctic in its distribution (Hull & Fluke 1950), the greatest number of species (nearly 300) occurring in the Palaearctic region (Peck 1988).

Detailed faunistical research on the hoverflies of the Balkan peninsula has established the presence there of 81 species of *Cheilosia* (Vujić, doctoral dissertation 1992). One undescribed species has been recorded at many localities on the highest Balkan mountains and also from some localities of the Apennine peninsula, the Alps, and the Pyrenees. In the present text this new species is described.

Results

Cheilosia bracusi sp. n.

Type material: Holotype: Kopaonik: Samokovska river 1100 m (Serbia), DN-89 (UTM-Grid) 21. 6. 1991. 1 ♂ leg. Vujić (PMB: coll. 595773: Inv. No. 1). Paratypes: Slovenia: Julijske Alpe (Mežakla 600 m, VM-24, 18. 6. 1988. 1 ♂ leg. Vujić, IBNS; Pokljuka 1500 m, VM-24, 22. 5. 1989. 4 ♂ leg. Radnović, Vujić, IBNS; Vršič 1600 m, UM-94, 18. 6. 1988. 1 ♂ leg. Vujić, IBNS, 23. 5. 1989. 11 ♂ 2 ♀ leg. Vujić, IBNS CC; Vogar, Bonjih 14. 6. 1973. 1 ♀ leg. Sivec, SMNI); Menina 1200 m, VM-82, 24. 5. 1989. 1 ♂ 1 ♀ leg. Vujić, IBNS. — Croatia: Gorski Kotar (Risnjak 1200 m, VL-63, 1 ♀ leg. Vujić, Allotype, PMB: coll. 595773: Inv. No. 2). — Bosnia and Herzegovina: Jahorina 1500 m, CP-04, 14. 5. 1989. 2 ♂ leg. Vujić, IBNS; Javor (Sokolina 500 m, CP-29, 10. 4. 1989. 2 ♂ 2 ♀ leg. Vujić, IBNS/CC; 13. 5. 1989. 5 ♂ leg. Vujić, IBNS); Olovo 400 m, CP-08, 13. 5. 1989. 2 ♂ leg. Vujić IBNS; Pale (Stambulčić) "5. 16." 1 ♀ leg. Apfelbeck, ZMS; Ilijaš 1912. 1 ♂ leg. Winneguth, ZMS. — Montenegro: Durmitor (Crno lake 1500 m, CN-47, 24. 6. 1983. 1 ♀ Aleksić, CC; Donja Ališnica 1700 m, CN-48, 6. 7. 1991. 1 ♂ leg. Vujić, IBNS; Jablan lake 1600 m, CN-48, 7. 7. 1991. 2 ♂ 3 ♀ leg. Radnović, Vujić, IBNS/CC; 8. 7. 1992. 3 ♂ leg. Radnović, Vujić, IBNS). — Serbia: Vlašić (Zavlaka 300 m, CQ-82, 5. 4. 1989. 2 ♂ leg. Vujić, IBNS); Kopaonik (Brzećka river 700 m, DN-99, 24. 5. 1987. 1 ♂ leg. Vujić, IBNS; Srebrnac 1000 m, DN-99, 24. 5. 1987. 1 ♂ leg. Vujić, IBNS; Graševačka river 600 m, DN-99, 27. 5. 1987. 1 ♂ leg. Vujić, IBNS; Kadijevac 1300 m, DN-89, 21. 6. 1991. 1 ♂ leg. Vujić, IBNS; Karamanski brook 1700 m, DN-89, 24. 5. 1986. 2 ♂ leg. Radnović, Vujić, IBNS; Samokovska river 1100 m, DN-89, 2. 5. 1986. 1 ♂ leg. Vujić, IBNS; 22. 5. 1986. 1 ♂ leg. Vujić, IBNS; 22. 6. 1991. 7 ♂ 1 ♀ leg. Šimić, Vujić, IBNS/CC/ZFMK; 24. 5. 1992.

6 ♂ leg. Radnović, Vujić, IBNS; Duboka river 1500 m, DN-89, 23. 5. 1986. 1 ♂ leg. Vujić, CC; 18. 6. 1986. 1 ♂ leg. Vujić, IBNS; Sunčana dolina 1600 m, DN-89, 23. 6. 1991. 2 ♀ leg. Šimić, IBNS/CC); Stara Planina (Dojkinačka river 800 m, FN-48, 29. 5. 1987. 2 ♂ leg. Vujić, IBNS/CC; 6. 5. 1988. 1 ♂ leg. Vujić, IBNS; 30. 5. 1988. 2 ♂ leg. Ercegovac, Vujić, IBNS; Pilj 1200 m, FP-40, 28. 5. 1987. 1 ♀ leg. Vujić, IBNS; Planinica 900 m, FN-38, 27. 5. 1987. 1 ♂ leg. Vujić, IBNS; Crni vrh 600 m, FP-20, 8. 5. 1988. 1 ♂ 1 ♀ leg. Vujić, CC/ZFMK); Rtanj 500 m, EP-74, 1. 5. 1991. 2 ♂ leg. Vujić, IBNS/CC; Čemernik 900 m, FN-02, 4. 5. 1988. 1 ♀ leg. Vujić, IBNS. — Macedonia: Baba 500 m, EL-14, 8. 5. 1990. 1 ♂ 4 ♀ leg. Vujić, IBNS. — Greece: Verno 1200 m, EL-21, 11. 5. 1990. 4 ♂ 1 ♀ leg. Vujić, IBNS; Pindos, Metsovo/Katara 1500 m, EK-10, 13. 5. 1990. 2 ♂ leg. Vujić, IBNS/CC. — Bulgaria: Rila (Borovec/Čam Kuria 26. 5. 1913. 1 ♀ leg. Buresch, det. Drenski: *Cheilosia schineri*, ZIS; 28. 7. 1933. 1 ♀ leg. Buresch, det. Drenski: *Cheilosia schineri*, ZIS; Parangalica 1. 7. 1939. 5 ♀ leg. Drenski, det. Drenski: 2 ♀ *Cheilosia schineri*, 3 ♀ *Cheilosia vulpina*, ZIS; 3. 7. 1939. 1 ♂ 1 ♀ leg. Drenski, det. Drenski: 1 ♂ *Cheilosia variabilis*, 1 ♀ *Cheilosia vulpina*, ZIS); Rodope, Szatovcsa 29. 5. 1982. 1 ♂ 1 ♀ leg. Tóth, CC. — Italia: Südtirol (W Tubre, Val. di Avigna 1300—1800m, 6. 7. 1988. 2 ♀ leg. Claussen, CC; Vinschgau bei Mals, Planeiltal 1750 m, 27. 6. 1992. 1 ♂ leg. Doczkal, DD); Abruzzi (Piano di Pezza, AQ, 17. 6. 1988. 2 ♂ leg. Daccordi, MD/CC; Gran Sasso, Prati di Tivo, 18. 7. 1988. 1 ♀ leg. Daccordi, MD); Basilicata (M. Pollino, Piano Ruggio 1600 m, PZ, 8. 6. 1989. 4 ♀ leg. Daccordi, MD/CC; M. Pollino, Piani Pollino, PZ, 1800 m, 9. 6. 1989. 2 ♂ leg. Daccordi, MD/CC). — France: Pyrénées atlantiques, Forêt d'Iraty, Lambert Grid 0380.4779 (old *Fagus* forest, by stream, 2500 ft), 11. 6. 1981. 1 ♂ leg. Speight, MS; Pyrénées Orientales, Forêt de Massane, 0074.4719 (ancient *Fagus* forest c. 750 m, glade by river), 15. 6. 1984. 1 ♂ leg. Speight, MS. — Spain: "E Spanien Pyrenäen Aragon, Provinz Huesca Mecizo de la Maladeta, Esera-Tal NE Benasque" 1600 m, 27. 6. 1992. 1 ♂ leg. Ziegler, DEIE.

Additional records: France: Haute-Savoie, Onnion, Plaines-Joux, 1250 m, 10. 5. 1992 (on flowers of *Trollius europaeus*), coll. J. Hamon, det. MS, Mus. Hist. Nat. Geneva (M. C. D. Speight pers. comm.). — Former Yugoslavia: Šimić (1987): Montenegro, Durmitor (Crno jezero 20. 6. 1983. 1 ♂ det. Šimić: *Cheilosia canicularis*; 24. 6. 1983 1 ♀ det. Šimić: *C. canicularis*; Sušcia canyon 28. 6. 1985. 4 ♂ det. Šimić: *C. chloris*; Luke 30. 6. 1985. 1 ♂ det. Šimić: *C. chloris*, IBNS); Glumac (1968): Macedonia, Maleševske mountains 7. 6. 1960. 2 ♀ det. Glumac: *C. chloris*, IBNS.

Remarks: The holotype and allotype are deposited at the Natural History Museum in Belgrade, Yugoslavia (PMB). Most of the paratypes are preserved in the collections of Institute of biology, University of Novi Sad, Yugoslavia (IBNS) and the private collection of Claus Claussen (CC), except for one male and one female in the collections of the 'Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig', Bonn (ZFMK), several specimens in collections of the Zoological Institute and Museum, Sofia (ZIS), Slovene Museum of Natural History, Ljubljana (SMNI), Bosnia and Herzegovina Museum, Sarajevo (ZMS), Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde (DEIE), and the private collections of Dr. Mauro Daccordi, Verona (MD), Dieter Doczkal, Malsch (DD), and Dr. Martin C. D. Speight, Dublin (MS).

Etymology: The specific epithet is derived from the male name Bracus. A noun in the genitive case.

Diagnosis and description

Cheilosia bracusi is closely related to *Cheilosia chloris* Meigen, 1822, but separable by a complex of characters which in the same combination are not found in populations of *C. chloris*. The following description stresses the differences between these two species. *C. bracusi* could be consigned to "group C" of Sack (1928—1932), but not reliably so, because the posterior margin of the scutellum sometimes carries stronger black hairs in the male.

Diagnosis: In general appearance more blackish and in the female with more elongated abdomen than in *C. chloris*. Base of arista dark. Male: hind tibia with a group of sticking out black hairs on the anterior surface (fig. 2b). Hypopygium:

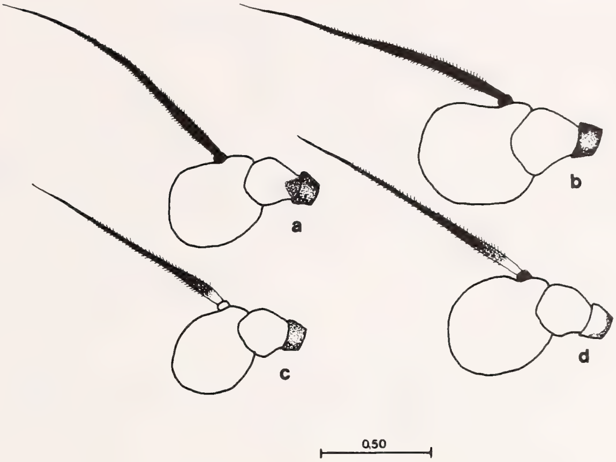


Fig. 1: Antennae (internal view). *C. bracusi* sp. n.: a) male (paratype: Serbia, Kopaonik); b) female (paratype: Slovenia, Vogar). — *C. chloris*: c) male (Germany, Schleswig-Holstein); d) female (Germany, Schleswig-Holstein). Scale in mm.

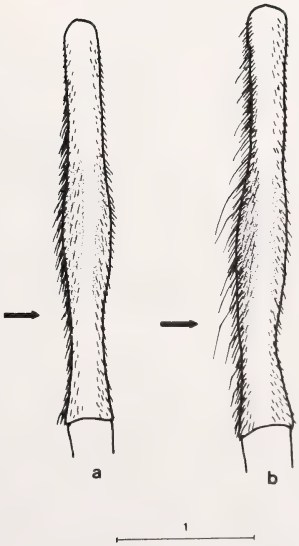


Fig. 2: Hind tibia, male (dorsal view): a) *C. chloris*; b) *C. bracusi* sp. n. (anterior surface marked). Scale in mm.

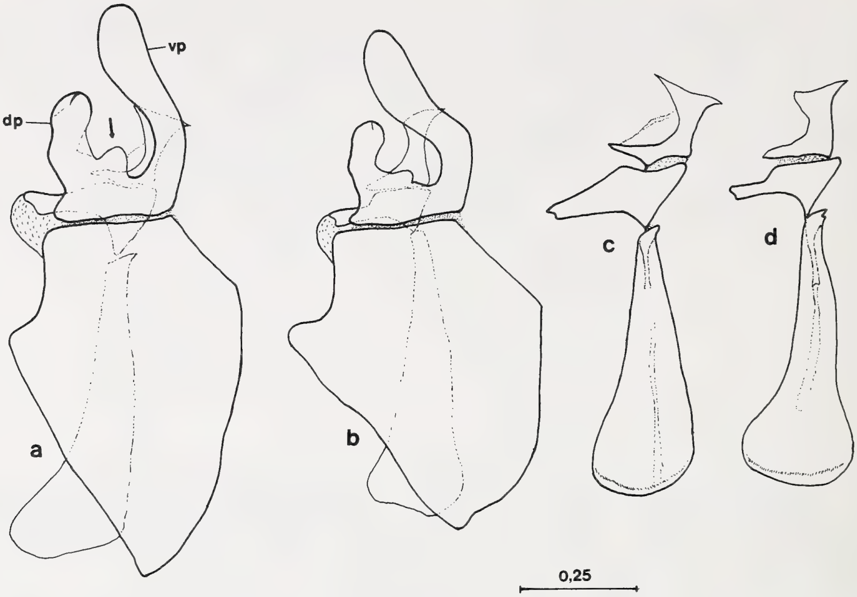


Fig. 3: Male genitalia: Hypandrium (right lateral view). a) *C. bracusi* sp. n. (paratype: Serbia, Kopaonik — vp = ventro-apical prong, dp = dorso-apical prong of superior lobe); b) *C. chloris* (Germany, Schleswig-Holstein). — Aedeagus (right lateral view). c) *C. bracusi* sp. n.; d) *C. chloris*. Scale in mm.

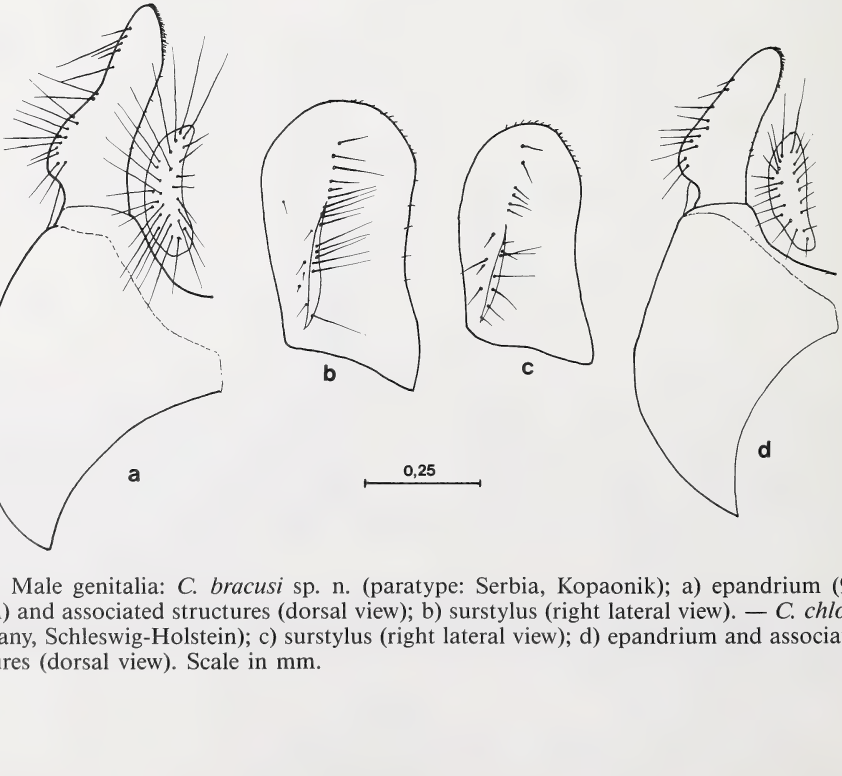


Fig. 4: Male genitalia: *C. bracusi* sp. n. (paratype: Serbia, Kopaonik); a) epandrium (9th tergum) and associated structures (dorsal view); b) surstylus (right lateral view). — *C. chloris* (Germany, Schleswig-Holstein); c) surstylus (right lateral view); d) epandrium and associated structures (dorsal view). Scale in mm.

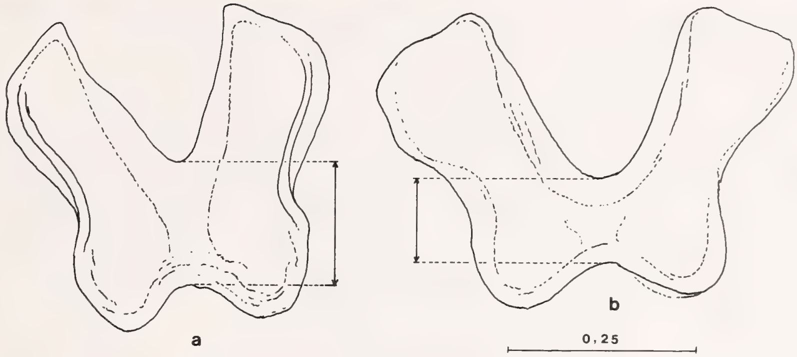
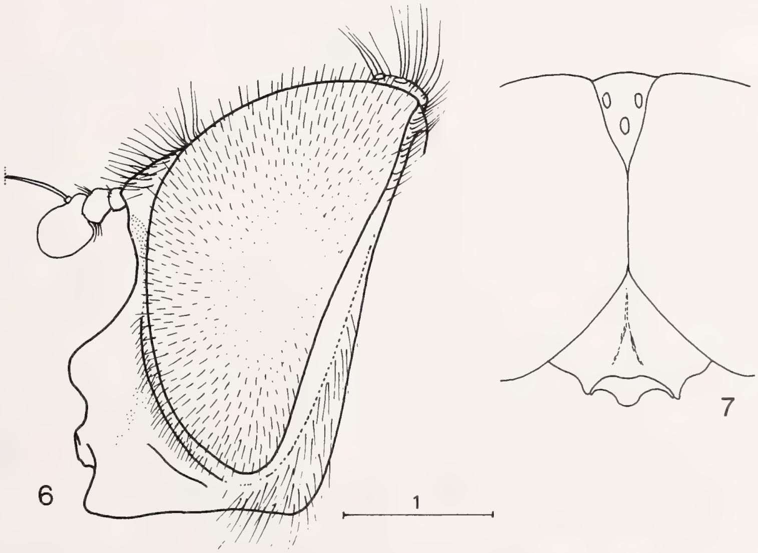


Fig. 5: Male genitalia, minis of epandrium (ventral view). a) *C. bracusi* sp. n. (paratype: Italy, Abruzzi); b) *C. chloris* (Germany, Schwarzwald). Scale in mm.



Figs 6—7: *C. bracusi* sp. n. (paratype: Greece, Metsovo-Katara). 6) Head of male (lateral view); 7) head of male (dorsal view). Scale in mm.

hypandrium (in lateral view) slender (fig. 3a), compact in *C. chloris* (fig. 3b); projection between the ventro-apical (vp) and the dorso-apical prong (dp) of the superior lobe of hypandrium more pronounced than in *C. chloris* (figs 3a, 3b); minis (sternite 10) with basal portion broadly fused (fig. 5a). Female: sides of mesoscutum near wing-base and post-alar calli always with black bristles. Tibiae without obvious dark rings. Punctures of tergites III and IV rough and dense. Sternite III about two times as broad as long.

Description: Size: male, body length 10,8—12,5 mm; wing length 9,3—10,9 mm. Female: body length 10,3—12,0 mm; wing length 9,3—10,0 mm.

Male (figs 1a, 2b, 3a, 3c, 4a, 4b, 5a, 6, 7).

Head: Face (fig. 6) black, shining, slightly grey-dusted below antennal insertion and on ocular margin; frontal triangle not swollen (often slightly swollen and evenly rounded towards eye-margins in *C. chloris*), black haired; angle of approximation of eyes 90° (fig. 7). Eyes with dense black to brownish-black hairs which often become paler on the lower half to lower fourth of the eye. Third antennal segment with dorsal margin almost straight, curving down abruptly, distally (fig. 1a) (in *C. chloris* dorsal margin evenly rounded: fig. 1c). Base of arista almost always dark (in *C. chloris* generally pale).

Thorax: Colour of mesoscutum shiny, blackish (in *C. chloris* anterior half generally with a metallic green shine). Sides of mesoscutum near wing-base and post-alar calli with numerous black bristles (less numerous or completely missing on post-alar calli in *C. chloris*). Posterior half of mesoscutum — as in *C. chloris* — with a composition of short black hairs and long hairs which are generally pale, the short hairs at least half length of the long ones (in *C. chloris* about one third of this length); the long hairs may be predominantly black. Also the hairs on the sides of the mesoscutum sometimes predominantly black (in *C. chloris* only with single black hairs among the pale). Hind margin of scutellum always with some of the hairs longer and stronger than the other hairs of the scutellum, some of these stronger hairs may be black. — Legs with the femora black with yellow apex, tibiae yellow with a black ring below the middle (broadest on hind tibia); all tarsi generally more or less dark-brown to black above, but the three or four basal joints yellowish below (in *C. chloris* at least the two basal joints of the middle legs generally pale above). The long hairs behind the femora predominantly black, but increasingly intermixed with long pale hairs from base to apex on middle and hind femora; hind femora black setulose ventrally; hairs on tibiae short, predominantly dark; hind tibia anteriorly with a group of longish black hairs (fig. 2b) (in *C. chloris* these hairs — if present — are short and more adpressed: fig. 2a; in general the leg hairs in *C. bracusi* are longer, stronger and more black than in *C. chloris*). — Wing: upper marginal cross-vein with the tendency to meet the longitudinal vein r_{4+5} in a right angle; wing-base often dark.

Abdomen: Tergites — including pregenital segments — without black hairs, as in *C. chloris* (difference to *Cheilosia melanura* Becker, 1894). Sternites shining; sternite IV generally with a field of short, adpressed, black bristles.

Hypopygium: Surstyli (figs 4a, 4b) slightly broadened distally; minis (sternite 10) with the basal portion broadly fused (fig. 5a) (less fused in *C. chloris*: fig. 5b); hypandrium (in lateral view) slender (fig. 3a), compact in *C. chloris* (fig. 3b); superior lobe of hypandrium with projection between the ventro-apical (vp) and the dorso-apical (dp) prong more pronounced than in *C. chloris* (figs 3a, 3b); aedeagus (fig. 3c) with basiphallus slightly elongate dorsoventrally, with sclerites of distiphallus with long dorso-apical hook (this hook shorter and more blunt in *C. chloris*: fig. 3d); aedeagal apodeme as in fig. 3c, not reliably different from the same structure in *C. chloris* (fig. 3d).

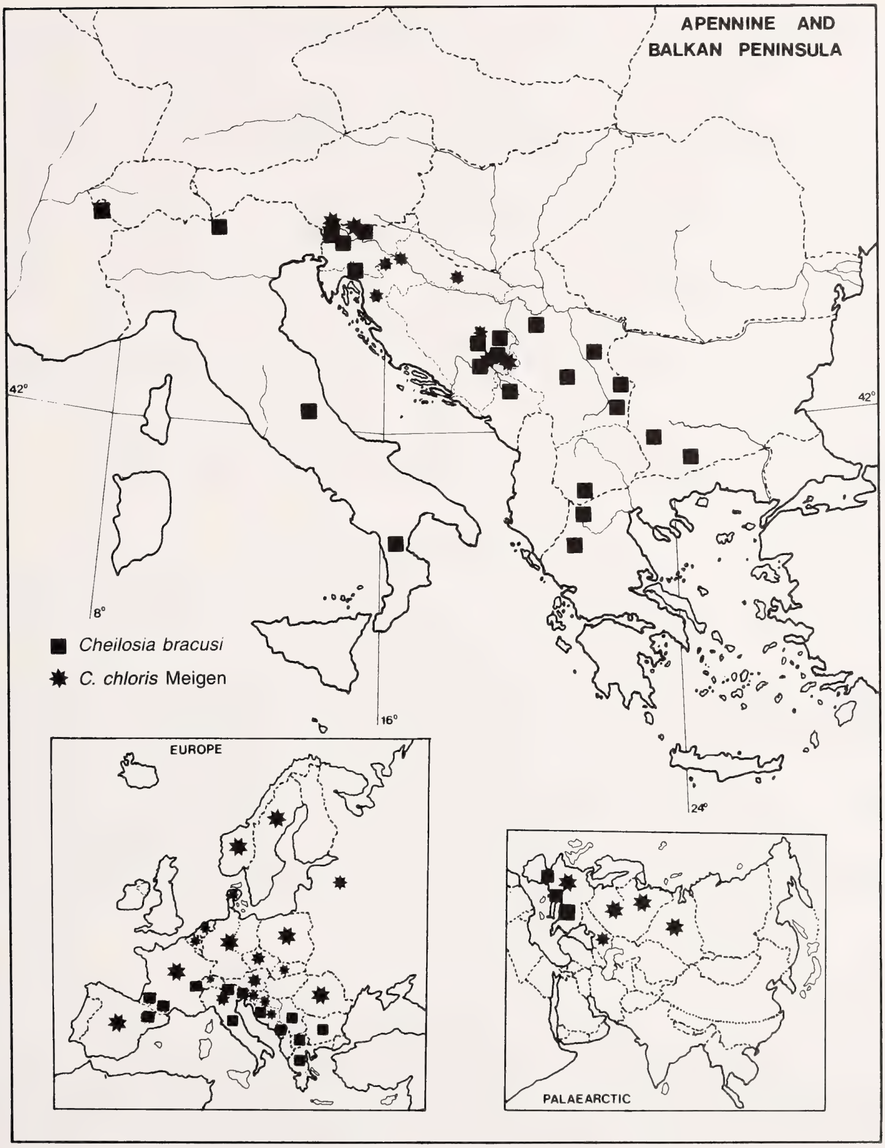

APENNINE AND BALKAN PENINSULA
42°
42°
8°
16°
24°
■ Cheilosia bracusi
✸ C. chloris Meigen
EUROPE
PALAEARCTIC

Fig. 8: Distribution of *C. bracusi* sp. n. and *C. chloris.*

Female (fig. 1b). Similar to male except for normal sexual dimorphism; pile shorter and more extensively pale, and legs less darkened.

Head: Frons at antennal base 3.2—3.5 times as wide as 3rd antennal segment, only with shallow lateral channels, with pile pale, but a few black hairs intermixed around ocellar triangle. Eye hairs shorter than in the male and all pale. Shape of 3rd antennal segment (fig. 1b) and base of arista as in the male. First antennal segment generally darker than second segment (in *C. chloris* generally of the same pale colour).

Thorax: Sides of mesoscutum near wing-base always with some black bristles, and post-alar calli generally with some black bristles (in *C. chloris* the post-alar calli without black bristles and sides of mesoscutum near wing-base generally without such bristles). Disk of mesoscutum partly black haired on posterior half. — Legs: Colour of femora similar to male, but base of hind femur generally with a faint yellow-brown area dorsally. Tibiae entirely pale or only with traces of dark rings (in *C. chloris* the dark rings are always visible). Tarsi yellow except for black apical tarsomere, the first tarsomere of fore- and hindlegs and the fourth tarsomere of all legs are also more or less darkened above. Hind femora black setulose ventrally on about distal 3/4; legs otherwise pale haired except some short black hairs on the tarsi and on the dorsal apices of the femora. — Wing similar to male.

Abdomen: Usually elongate (in *C. chloris* only slightly longer than broad). Tergites III and IV with dense and rough puncturation, completely covered with strongly adpressed, thick, brassy, reddish pile (in *C. chloris* puncturation of tergite IV less dense than of tergite III, and pile more yellowish). Sternite III about two times as broad as long (in *C. chloris* generally more than three times as broad as long).

Distribution and biological data

The range of *C. bracusi* occupies the greater part of the Balkan and Apennine peninsulas, the Alps and the Pyrenees (fig. 8). Populations of *C. bracusi* were found at altitudes between 500 and 1800 m. In a biogeographical sense the habitats of *C. bracusi* belong to the biomes of South European, mostly deciduous woodlands, and of European, mostly coniferous boreal-type woodlands (terminology after Matvejev & Puncer 1989). The most numerous populations were found in the beech woods (*Fagus*). In some localities (Slovenia: Julijske Alpe, Menina; Bosnia and Herzegovina: Javor) *C. bracusi* was met sympatrically with *C. chloris* (fig. 8).

The flowers visited by *C. bracusi* are as follows: *Aposeris foetida* (L.) Less., *Doronicum austriacum* Jacq., *Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg., *Senecio* sp. and *Ranunculus* sp. The period of maximum flight activity for *C. bracusi* is in spring and beginning of summer (April—July).

Discussion

C. bracusi cannot reliably be consigned to “group C” nor to “group D” of Sack (1928—1932), because distinct scutellar marginal bristles may be present or not. In its general morphology and the structures of the male genitalia *C. bracusi* most resembles the European species *C. chloris* and *C. melanura.*

Males of *C. bracusi* without distinct scutellar marginal bristles key to *C. chloris* in Sack (1928—1932: 47). These species can be separated as follows:

1. Base of arista dark; the short black hairs on posterior part of mesoscutum half the length or more of the longer ones; the anterior surface of hind tibia with some sticking out, long, black hairs (fig. 2b); minis of epandrium broadly fused basally (fig. 5a). .... *C. bracusi* sp. n.

— Base of arista pale; the short black hairs on posterior part of mesoscutum less than half the length of the longer ones; anterior surface of hind tibia without so long black hairs (fig. 2a); minis fused basally for a short distance (fig. 5b). .... *C. chloris* Meigen

Males of *C. bracusi* with scutellar marginal bristles key to *C. melanura* in Sack (1928—1932: 51). These species can be distinguished by the following couplets:

1. Tergites of abdomen without black pile, completely reddish haired; hind tibia broadly yellow or yellowish-brown distally. .... *C. bracusi* sp. n.
— Tergites more or less black haired, at least so at hind margins of tergites III and/or IV; tip of hind tibia usually darkened or only narrowly pale. .... *C. melanura* Becker

The females of *C. bracusi* key to *Cheilosia sareptana* Becker, 1894, and to *Cheilosia schineri* Egger, 1860 in Sack (1928—1932: 49). *C. bracusi* is separable from these species by the following couplets:

1. Hairs on mesoscutum short and adpressed; ventral surface of hind femur with many short, black bristles. .... *C. bracusi* sp. n.
— Hairs on mesoscutum long and erect; ventral surface of hind femur not black setulose, though single black bristles may occur in some specimens........ *C. sareptana* Becker
C. schineri Egger

The three female syntypes of *C. chloris*, extant in the Meigen collection (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), were kindly studied by Dr. Martin C. D. Speight. They agree with the present concept of *C. chloris*. The existing types of *C. melanura* and *C. sareptana* (Zoologisches Museum, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin) were studied by the second author. They also confirm the species concepts as used in the present paper.

Acknowledgements

We thank Dr. Hubert Schumann, Zoologisches Museum, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, and the curators of the Natural History Museum in Ljubljana, Sarajevo and Sofia for the opportunity to examine material in their collections. We are indebted to Dr. Mauro Daccordi (Verona, Italy), Mr. Dieter Doczkal (Malsch, Germany), Dr. Franz Malec (Kassel, Germany), Dr. Martin C. D. Speight (Dublin, Ireland) and Dr. Sándor Tóth (Zirc, Hungary) for the loan of material. Particular thanks are due to Dr. Martin C. D. Speight for valuable information on the types of *C. chloris*, his detailed comments on an earlier draft of the text, and the revision of the English language of parts of the text.

Zusammenfassung

Cheilosia bracusi sp. n. wird nach Tieren aus den Gebirgen der Balkan- und Apenninenhalbinsel, den Alpen und aus den Pyrenäen beschrieben. Differentialmerkmale für *C. bracusi* und die nahe verwandte *Cheilosia chloris* Meigen werden hervorgehoben. *C. bracusi* wird in den vorliegenden Bestimmungsschlüssel für die paläarktischen *Cheilosia*-Arten (Sack 1928—1932) eingefügt. Nachweise der neuen Art aus Griechenland, Bulgarien, dem ehemaligen Jugoslawien, Italien, Frankreich und Spanien werden vorgelegt. Die Arbeit enthält Angaben zum Habitat, sowie zu Blütenbesuch und Flugzeit von *C. bracusi*.

References

Glumac, S. (1968): Sirfide (Syrphoidea, Diptera) u Makedoniji. — Godišnjak filoz. Fak. Univ. Novi Sad 11: 845—880.

Hull, F. M. & C. L. Fluke, Jr. (1950): The genus *Cheilosia* Meigen (Diptera, Syrphidae). The subgenera *Cheilosia* and *Hiatomyia*. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 94: 299—402.

Matvejev, S. D. & I. J. Puncer (1989): Karta bioma. Predeli Jugoslavije i njihova zaštita. — Posebna Izd. Prirod. Muz. Beogr. No. 36: 1—76. Beograd.

Peck, L. V. (1988): Syrphidae. — In: Catalogue of Palaearctic Diptera Vol. 8: 11—230. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Sack, P. (1928—1932): Syrphidae. — In: Lindner, E.: Die Fliegen der paläarktischen Region IV (6), 3+451 pp., 18 pls. Schweizerbart, Stuttgart.

Šimić, S. (1987): Syrphidae (Insecta, Diptera). Biogeografska i ekološka analiza faune osolikih muva Durmitora sa osvrtom na faunu osolikih muva Crne Gore. Fauna Durmitora, Sveska 2. — Crnogorska akademija nauka i umjetnosti Posebna izdanja, knjiga 21, Odeljenje prirodnih nauka, knjiga 13: 11—154. Titograd.

Dr. Ante Vujić, Institute of biology, University of Novi Sad, Trg Dositeja Obradovića 2, 21000 Novi Sad, Yugoslavia. — Claus Claussen, Twedter Holz 12, D-24944 Flensburg, Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 2	S. 147—151	Bonn, Oktober 1994

Pentapycnon magnum, eine neue Art der Pycnogonidae aus der Antarktis (Pantopoda, Pycnogonida)

Christine Stiboy-Risch

Abstract. *Pentapycnon magnum* sp. n., a new species of Pycnogonidae from Antarctica, is described and illustrated. Three female specimens were sampled by dredge near Princess Martha Coast/Weddell Sea and South Georgia during RV "Polarstern" and FRV "Walther Herwig" cruises 1984/85. The depth range of *P. magnum* is 190 m to 429 m.

Key words. Antarctica, Pantopoda, Pycnogonida, Pycnogonidae, taxonomy.

Einleitung

Im antarktischen Sommer 1984/85 wurden zwei Expeditionsfahrten mit den Forschungsschiffen FS „Polarstern" und FFS „Walther Herwig" durchgeführt. Während dieser Reisen wurden epibenthische Proben genommen und eine beachtliche Anzahl von Pantopoden als Beifang gesammelt (Stiboy-Risch 1993). Den Abschluß der vollständigen Bearbeitung des gesamten Materials bildet die Beschreibung von *Pentapycnon magnum* sp. n. Von dieser neuen Art wurden drei adulte weibliche Exemplare in den Proben gefunden. Die Fundorte liegen an der Princess Martha Coast/ Weddell-Sea und bei South Georgia.

Artbeschreibung

Pentapycnon magnum sp. n.

Holotypus: Weibchen, adult, Rumpflänge: 25,3 mm; Zoologisches Institut und Museum Hamburg: Kat.-Nr. A 98/92; 23. 1. 1985; leg. Dr. U. Mühlenhardt-Siegel.

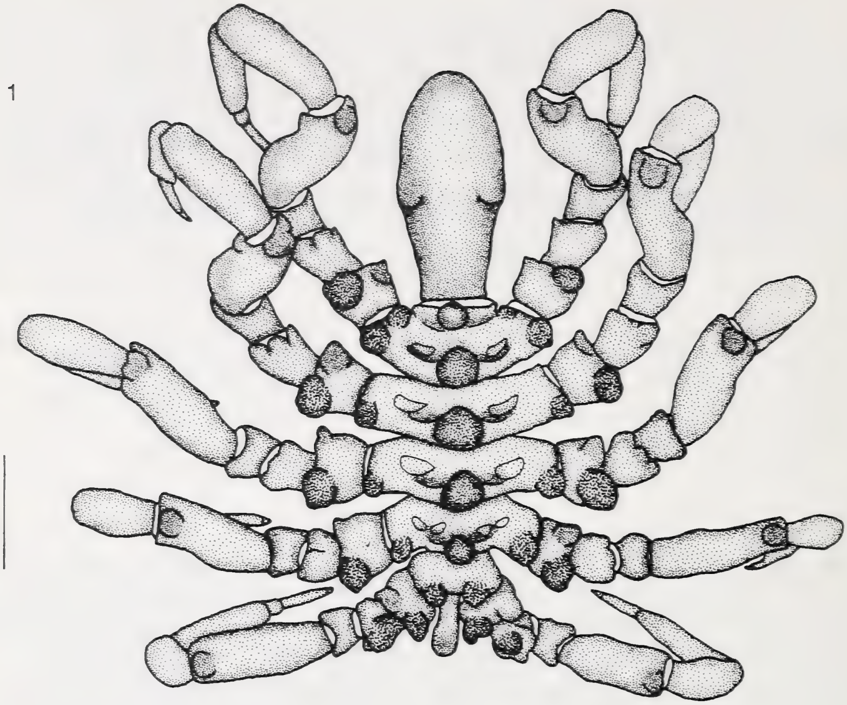
Locus typicus: Antarktis, Princess Martha Coast, 73° 11.1' S, 20° 34.15' W, Fangtiefe 413—429 m mit einem Grundschleppnetz der „Polarstern", Stations-Nr. A III/22.

Paratypen: Weibchen, adult, Rumpflänge: 23,1 mm; Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn: Kat.-Nr. Py 94/1; 5. 2. 1985; leg. Dr. U. Mühlenhardt-Siegel. Sub-Antarktis, South Georgia, 54° 13' S, 36° 31' W, Fangtiefe 230 m mit der „Walther Herwig", Stations-Nr. WH 50. — Weibchen, adult, Rumpflänge: 20,2 mm; Zoologisches Institut und Museum Hamburg: Kat.-Nr. A 98/92; 5. 2. 1985; leg. Dr. U. Mühlenhardt-Siegel. Sub-Antarktis, South Georgia, 54° 12' S, 36° 09' W, Fangtiefe 190 m mit der „Walther Herwig", Stations-Nr. WH 49.

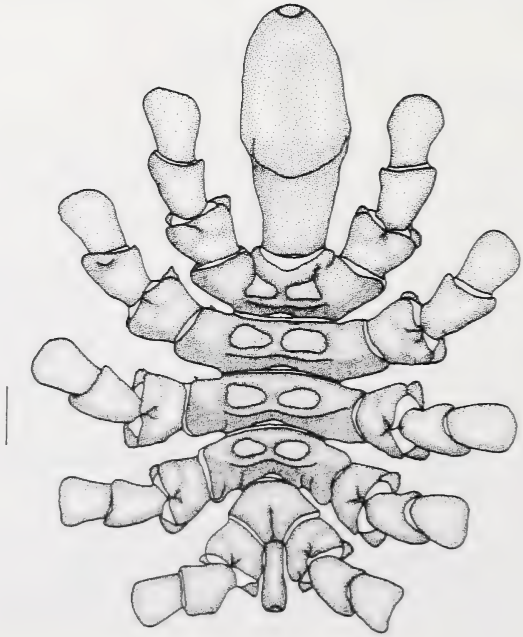
Etymologie: Nach *magnum* (lat.), groß, die außergewöhnliche Körpergröße im Vergleich zu den anderen Arten dieser Gattung hervorhebend.

Diagnose: Das sehr große Tier hat eine Proboscis, die nur wenig kürzer ist als der Rumpf. Die Proboscisformel nach Fry & Hedgpeth (1969) ist mit B' : 2 : E' anzugeben. Es befinden sich ausgeprägte Höcker auf den Seitenfortsätzen und den 1. Coxen. Der ganze Körper ist mit kurzen, kräftigen Stacheln besetzt.

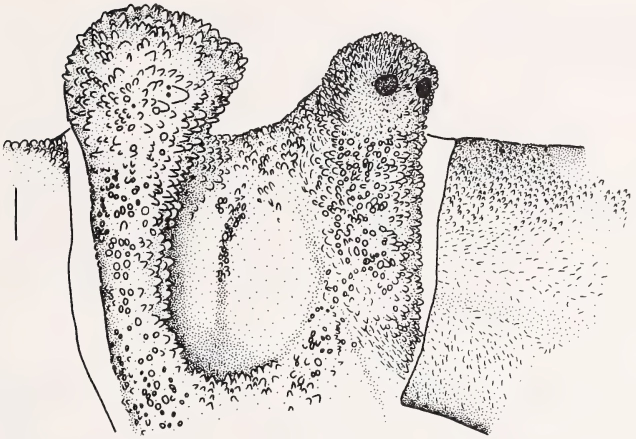
1



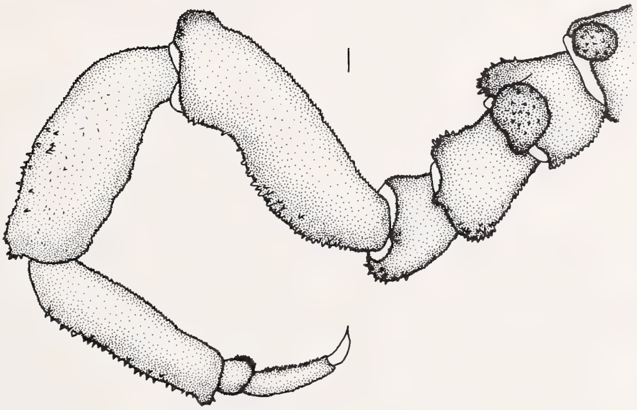
2



3



4



5

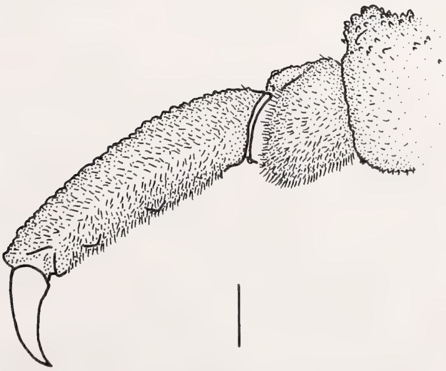


Abb. 1—5: *Pentapycnon magnum* sp. n., Holotypus Weibchen. (1) Habitus von dorsal, (2) Habitus von ventral, (3) Augenhügel von lateral, (4) 4. linkes Gangbein, (5) Tarsus und Propodus. Maße: (1—2) — 1 cm; (3—5) — 1 mm.

Beschreibung (Holotypus): Der Rumpf ist deutlich segmentiert mit ausgeprägten Rückenkämmen, die sich dorsal verbreitern und in auffällige, zum Augenhügel gerichtete Höcker münden (Abb. 1). Die Körpergestalt ist gedrungen, die breiteste Stelle in Höhe des 2. Seitenfortsatzes beträgt 17,2 mm, die Länge vom Stirnrand des Augensegmentes bis zum 5. Beinfortsatz 25,3 mm. Das Integument ist rauh, stumpf und mit sehr kurzen, dicken Stacheln besetzt. Die beintragenden Lateralfortsätze sind distal fast halb so weit voneinander entfernt, wie die Breite eines Fortsatzes beträgt. Am distalen Rand aller Seitenfortsätze befindet sich caudal ein deutlicher Höcker.

Der Augenhügel ist klein, etwa so hoch wie der nachfolgende Höcker des ersten Rückenkammes. Er sitzt direkt am Stirnrand. Die Augen sind klein, rundlich, wenig pigmentiert und etwa gleich groß. Sie sind einander genähert, befinden sich in der Mitte des Augenhügels und sind cranial, d. h. zur Proboscis ausgerichtet.

Die Proboscis setzt nahezu gerade am Cephalon an und ist wenig kürzer als der Rumpf. Sie ist länglich, leicht nach unten gebogen, im mittleren Teil am stärksten aufgetrieben und nach der Formel von Fry & Hedgpeth (1969) mit B' : 2 : E' zu beschreiben. Die Proboscis ist ebenfalls mit sehr kleinen Stacheln besetzt. Die Mundöffnung ist dreieckig.

Das Abdomen ist länglich, gerade, im hinteren Teil verbreitert es sich und reicht bis zur Mitte der 2. Coxen der 5. Extremitäten.

Gangbeine: Alle Glieder, außer der Klaue am Ende des Gangbeines, sind in gleicher Weise wie der Rumpf dicht mit sehr kurzen, dicken Stacheln besetzt. Coxa 1 trägt ventral zwei deutlich hervortretende bestachelte Höcker. Coxa 2 und 3 tragen ventral ebenfalls Höcker, die aber wesentlich kleiner sind. Coxa 3 ist das kürzeste unter den drei gleichnamigen Gliedern, während Coxa 2 das längste darstellt. Geschlechtsöffnungen befinden sich ausschließlich auf den 2. Coxen des 5. Beinpaares. Das Femur ist länger als 1. und 2. Tibia. Die 1. Tibia ist länger als die 2. Tibia.

Der Tarsus ist kürzer als der Propodus und ventral dicht mit kleinen Borsten, die in einer Fläche angeordnet sind, besetzt. Der Propodus ist schlank, ohne Ferse und ventral ebenfalls mit kurzen Borsten versehen. Die Klaue ist kürzer als der Propodus und leicht gekrümmt.

Maße (in mm), Holotypus: Rumpflänge (Stirnrand—5. Seitenfortsatz) 25,3; größte Breite des Rumpfes (in Höhe des 2. Seitenfortsatzes) 17,2; Länge des Abdomens 6,9; Breite des Abdomens 2,0; Kopfteil, größte Breite 15,0; Augenhügel, größte Höhe 1,5; größter Durchmesser 2,7; Proboscis, größte Länge 21,6; größte Breite 9,0; Längen des 4. linken Gangbeines: 1. Coxa 3,9; 2. Coxa 5,2; 3. Coxa 3,6; Femur 13,3; 1. Tibia 11,7; 2. Tibia 10,7; Tarsus 1,5; Propodus 4,4; Klaue 1,5.

Beziehung: Innerhalb der Gattung *Pentapycnon* war bisher nur eine antarktische Art bekannt: *Pentapycnon charcoti* Bouvier, 1910. *P. magnum* läßt sich eindeutig durch folgende Merkmale von dieser Art unterscheiden:

1. Die Proboscis ist bei *P. magnum* nur wenig kürzer als der Rumpf. Bei *P. charcoti* ist die Proboscis ungefähr ½, max. ¾ so lang wie der Rumpf. Ein wesentliches Merkmal von *P. charcoti* ist der subterminale Kragen im vorderen ⅓ der Proboscis. *P. magnum* besitzt diesen Kragen nicht, d. h. die größte Breite der Proboscis liegt in

der Mitte. Die Proboscis von *P. magnum* kann nach der Formel von Fry & Hedgpeth (1969) mit B' : 2 : E', für *P. charcoti* mit C''' : 2 : E angegeben werden.
2. Die Höcker auf den Seitenfortsätzen und den 1. Coxen sind bei *P. magnum* ausgeprägter, d. h. vor allem deutlich höher als bei *P. charcoti.*
3. Die drei Coxen der Gangbeine sind bei *P. charcoti* von annähernd gleicher Länge, während bei *P. magnum* die 2. Coxa deutlich länger ist.
4. *P. magnum* ist deutlich größer. So ist z. B. die Proboscis mehr als doppelt so lang wie die des größten *P. charcoti* nach den Angaben von Fry & Hedgpeth (1969). Außerdem erscheint *P. magnum* massig, d. h. die Breite in Höhe des 2. Seitenfortsatzes beträgt fast das vierfache der Breite von *P. charcoti.*

Danksagung

Die Arbeit erfolgte mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Herr Prof. Dr. G. Hartmann schuf die Voraussetzungen, unter denen diese Bearbeitung möglich wurde. Frau Dr. Ute Mühlenhardt-Siegel sammelte und sortierte das Material. Herr Dr. Franz Krapp unterstützte mit Rat und Tat. Mein Mann Markus Risch las Korrektur. Ihnen allen sei sehr herzlich gedankt.

Zusammenfassung

Eine neue antarktische Art der Gattung *Pentapycnon* wird beschrieben und *Pentapycnon magnum* sp. n. benannt. Drei weibliche Individuen wurden als Beifang im Bereich der Princess Martha Coast/Weddell Sea und bei South Georgia in 190 bis 429 m Tiefe gefangen.

Literatur

Fry, W. G. & J. W. Hedgpeth (1969): The Fauna of the Ross Sea, Part 7 Pycnogonida, 1. Colossendeidae, Pycnogonidae, Endeidae, Ammotheidae. — Bull. New Zealand Dept. sci. ind. Res. 198: 1—139.

Stiboy-Risch, C. (1993): Funde antarktischer und subantarktischer Pantopoden einschließlich *Colossendeis acuta* sp. n. — sowie ein Beitrag zur Artbestimmung von *Colossendeis glacialis* Hodgson, 1907 und *Colossendeis robusta* Hoek, 1881. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 90: 251—264.

Christine Stiboy-Risch, Zoologisches Institut und Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, 20146 Hamburg.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 2	S. 152	Bonn, Oktober 1994

Buchbesprechung

Zunino, M., X. Bellés & M. Blas (1991) Eds.: *Advances in Coleopterology*. Europaen Association of Coleopterology, Barcelona, 323 S., ISBN 84-604-0525-7.

Das Buch umfaßt 20 Beiträge, die neben vielen anderen als Poster oder Vortrag auf dem „International Congress of Coleopterology" im September 1989 in Barcelona vorgestellt worden sind. Die Arbeiten spiegeln die thematische Vielfalt wider, oder, um ein Zitat aus dem Vorwort anzubringen, umfaßt diese Zusammenstellung „. . . recent, stimulating contributions on different fields into one work where beetles . . . represent the connecting element."

Acht Arbeiten behandeln systematische bzw. phylogenetische Fragestellungen. Herauszuheben sind zunächst zwei ausführliche und sehr gut illustrierte Beiträge zur Genitalmorphologie der Sagrinae (Chrysomelidae) — mit erstmaliger Daratellung der weiblichen Strukturen — und zur Phylogenie der Scirtidae (= Helodidae), basierend auf der Morphologie der Larven und der Mandiblen der Imagines. Weitere phylogenetisch ausgerichtete Arbeiten behandeln die Evolution und Klassifikation der Großgruppen der Käfer, die Stridulationsorgane der Chrysomelidae, die Genitalstrukturen der europäischen Rhizotrogina-Gruppen (Melolonthidae), die Verwandtschaftsbeziehungen und speziellen Anpassungen der auf Cycadeen lebenden Käfer, sowie Gedanken über die Verwandtschaftsbeziehungen der Cerylonid-Serie (Cucujoidea), die leider nicht konsequent phylogenetisch sind, was u. a. an den teils aussagelosen polytomen Stammbäumen deutlich wird.

Die Genetik ist mit drei Beiträgen übe Chromosomenzahlen und deren Verteilungsmustern bei Carabiden, Tenebrioniden und Chrysomeliden vertreten. Der Themenkomplex Zoogeographie — Ozeanische Inseln — Evolution wird in zwei Arbeiten über *Calosoma* (Carabida) auf den Galapagos-Inseln und einer weiteren über Ectemnorhinini (Curculionidae) auf der subantarktischen Insel Marion dargestellt. Das Lokalkolorit des Austragungsortes spiegelt sich in Beiträgen zur Einnischung von Tenebrioniden in Sanddünen bei Alicante und über Morphometrie und Adaptation von Dytisciden der Pyrenäen wieder. Drei Beiträge zur Ethologie beschließen den Band. Davon sind zwei gut illustrierte Arbeiten über Fütterung, Kooperation und subsoziales Verhalten bei den Passaliden, Scarabaeinen und bei *Necrophorus* (Silphidae) und eine Übersicht über das Eintragen und Lagern von Nahrung verschiedener Käfergruppen hervorzuheben.

Aufgrund seiner thematischen Heterogenität gehört dieser Sammelband sicher nicht unbedingt in das Bücherregal jedes Koleopterologen. Andererseits wird er durch diese Vielfalt aber auch zu einer Fundgrube, wo sicherlich jeder Interessantes und Neues entdecken wird.

Th. Wagner

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 53113 Bonn, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — Ent. monthly Mag. 95: 139—143.

Dyte, C. E. (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212—258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — Bonn. zool. Beitr. 34: 273—277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge
Band 45, Heft 2, 1994

INHALT

The Indian fruit bat *Latidens salimalii* Thonglongya, 1972 (Chiroptera: Pteropodidae) rediscovered in southern India
P. J. J. Bates, D. L. Harrison, N. M. Thomas & M. Muni 89

Blanford's Fox in Africa
G. Peters & R. Rödel 99

„Es wäre Zeit, einen 'allgemeinen Hartert' zu schreiben": Die historischen Wurzeln von Ernst Mayrs Beiträgen zur Evolutionssynthese
J. Haffer 113

✓ **A record of *Dimorphognathus africanus* from Bioko, Equatorial Guinea, and deletion of *Phrynodon sandersoni* from the faunal list of this island (Anura: Ranidae: Petropedetinae)**
W. Böhme 125

✓ **Discovery of mummified extinct giant lizards (*Gallotia goliath*, Lacertidae) in Tenerife, Canary Islands**
C. Castillo, J. C. Rando & J. F. Zamora 129

***Cheilosia bracus*, a new hoverfly from the mountains of central and southern Europe (Diptera: Syrphidae)**
A. Vujić & C. Claussen 137

***Pentapycnon magnum*, eine neue Art der Pycnogonidae aus der Antarktis (Pantopoda, Pycnogonida)**
C. Stiboy-Risch 147

Buchbesprechung 152

This journal is printed on acid-free paper.

L
72z
H

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

JUL 1995

Band 45, Hefte 3–4, 1995 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 22,50 DM je Heft bzw. 90,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 53111 Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 3—4	S. 153—169	Bonn, Mai 1995

The staggered marsupial third lower incisor: hallmark of cohort Didelphimorphia, and description of a new genus and species with staggered i3 from the Albian (Lower Cretaceous) of Texas

Philip Hershkovitz

Abstract. Progressive reduction in length of evolving marsupial muzzle incurred dental crowding and loss. Disappearance of the first lower incisors in earliest marsupials was followed by suppression and loss of first molars, the so-called "milk premolars", possibly in earliest Cretaceous or latest Jurassic. Crowding and staggering of the lower third incisor which occurred not later than early Cretaceous, became the hallmark of Cohort Didelphimorphia. The phylogenetic and biogeographic significance of staggered i3 (numerical second) usually supported bucally by a bony buttress, are discussed. Dental formulae of Metatheria and Eutheria are compared and shown to be developmentally and serially non-homologous. The new genus and species from the Texas Albian (upper Lower Cretaceous) described here may be the oldest didelphoid known. Its staggered i3 implies an Early Cretaceous or Late Jurassic time of Metatherian differentiation.

Key words. Metatheria, Eutheria, dental formulae, evolution, Marmosidae, new genus, new species, Cretaceous, Texas.

Introduction

The primitive number of upper and lower incisors in the ancestral marsupial was five. Reduction in mandibular length incurred loss of first lower incisor (Winge 1893, 1941; Woodward 1893, 1896; Berkovitz 1978). The second lower incisor, now the numerical first, is normally developed and functional as are the third and fourth and, where still present, the phylogenetic fifth or numerical fourth. The phylogenetic third lower incisor (i3) or numerical second, is likewise normal with respect to form and approximate size of crown. In the didelphimorphs, however, the root of i3, because of reduction of alveolar space, is wedged between the roots of adjacent teeth.

The staggered position caused by crowding seems to have given rise on the buccal side of the root to a bony process or buttress that may project above the alveolar line of the adjacent teeth (fig. 1). No other incisor or its alveolus is so marked and no other tooth in the same jaw can be confused with it. Its persistence in a field where one or more teeth have already been eliminated testifies to the identity of this complex within the Cohort Didelphimorphia. Marsupial classification and terminology used here follow Hershkovitz (1992).

A staggered i3, or its alveolus, the numerical second of the functional lower incisor series ([1], 2, 3, 4, 5), is the hallmark of all living didelphoids and all fossil didelphoids known to me with lower incisors or alveoli intact (fig. 2). A possible exception has been noted, however, assuming correct identification as a "didelphid" or didelphoid. As described by Fox (1983, p. 1572), the i3 of a specimen he referred to

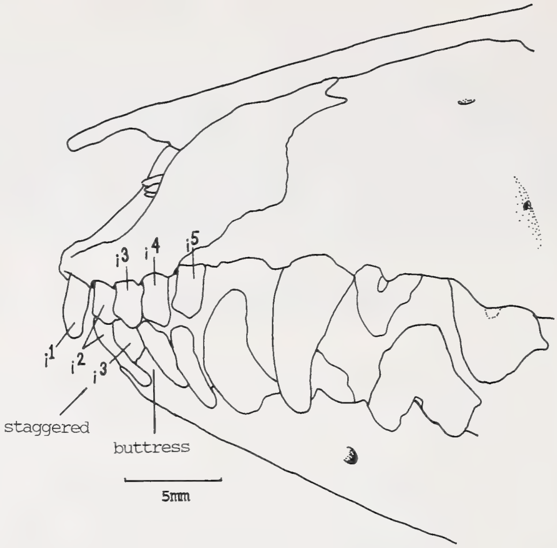


Fig. 1: Incisors of the common Neotropical opossum *Didelphis marsupialis* in normal occlusion. Arrow points to bony buttress of staggered i_3 (South America). Redrawn from Hershkovitz (1982).

Herpetotherium fugax Cope, from the White River Formation (Middle Oligocene) appears to be unstaggered. As figured (Fox 1983, pp. 1568, 1569), the large size and slightly mediad rotation of the tooth may be suggestive of the staggered condition but it and the other lower incisors appear well separated from the others and are not supportive of such interpretation. Relative size, proportions and spacing of each incisor do not resemble any previously described incisor suite known to me. The same appears to be true of the relative size and spacing between the premolars of the fossil. The anteroposterior alveolar length of the two-rooted first upper premolar, as figured, is about as long as the figured alveolar length of the second premolar and longer than the third. The characters shown are not present in any other described marsupial seen by me.

A marsupial mandibular symphysis with intact incisors or alveoli is rarely found fossil. Many of those with staggered i_3 described or figured in the literature or preserved in the Field Museum are noted below. A specimen at hand of *Peratherium* sp. (FM PM-1011) with lower incisors complete, clearly exhibits the staggered i_3. The i_3 of *Peratherium perrierense* figured by Archer (1984, p. 619, fig. 59) also appears to be staggered. As illustrated by Storch & Haubold (1989, p. 98, fig. 1) the i_3 of the Geiseltal, Germany, Middle Eocene *Amphiperatherium* aff. *maximus* Crochet, 1979, may be staggered, whereas that of their (1989, p. 104, fig. 5) *Peratherium* aff. *monspeliense* Crochet, of the same fauna, is clearly staggered.

The Late Paleocene *Peradectes elegans* Matthew & Granger (Peradectidae) figured by Fox (1983, p. 1575) shows the staggered i_3. The unmistakable didelphoid is treated as an Order of a new Cohort “Alphadelphia” by Marshall et al. (1990, p. 458). The

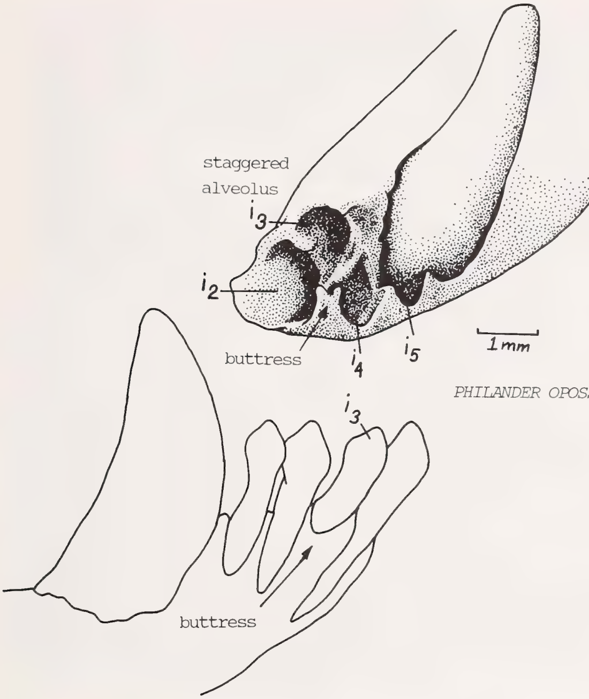


Fig. 2: A. Bottom, incisors and canine of four-eyed pouched opposum *Philander opossum* (Didelphidae). Top, exposed alveoli reveal staggered position of i3 between i2-4 (South America). Redrawn from Hershkovitz (1982).

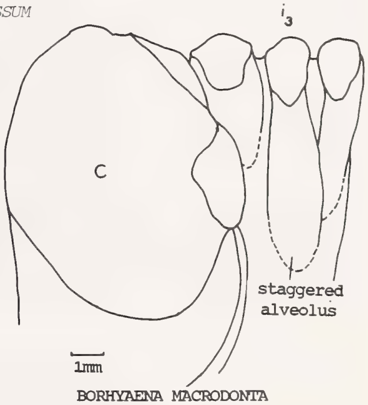
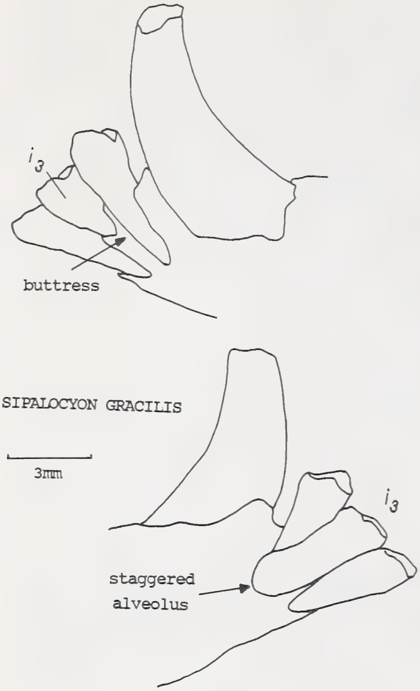


Fig. 3: Extinct borhyaena *Borhyaena macrodonta*; lingual aspect of left ramus with incisors and canine (Colhue Huapí, Chubut Argentina). Redrawn from Hershkovitz (1982).

wedged i3 is also apparent in the Eocene *Prepidolops didelphoides* Pascual (Prepidolopidae Pascual, 1980, fig. p. 222). It is present in the borhyaenids *Borhyaena macrodonta* Ameghino, L. Oligocene (FM P 13252) (fig. 3), *Sipalocyon gracilis* Ameghino, L. Oligocene (Princeton Univ. PU 153373) (fig. 4), the Oligocene *Arctodictis sinclairi* Marshall (Marshall 1976, fig. p. 54) and the Recent Tasmanian Wolf (*Thylacinus cynocephalus*) (fig. 5). It is described and figured in the stagodontid *Eodelphis browni* Matthew, Late Cretaceous (Matthew 1916, p. 482, pl. 2, fig. 1). The staggered i3 alveolus of the late Early Cretaceous (Albian) edentulous mandible was figured by Hershkovitz (1982, fig. 5).

In his report on the Santa Cruz marsupials of the Patagonian early Miocene, Sinclair (1906) saw that the numerical second lower incisors (i3) of the borhyaenoids and caenolestids were staggered. Genera represented were *Prothylocinus*, *Cladosictis*,



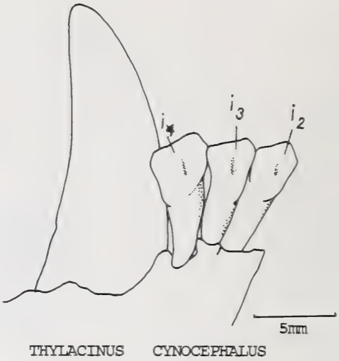


Fig. 5: Tasmanian wolf, *Thylacinus cynocephalus* (Thylacinidae). Right ramus with incisors and canine (Tasmania). Redrawn from Hershkovitz (1982).

Fig. 4 (left): Extinct borhyaena, *Sipalocyon gracilis*. Left ramus with incisors and canine: Top, labial view; bottom, lingual view (Santacrucian, Argentina). Redrawn from Hershkovitz (1982).

Amphyproviverra (*Sipalocyon*), and the caenolestid *Halmarhiphus*. As described by Sinclair (1906, p. 348, pls 40, 45, fig. 3) the lower incisors of the *Borhyaena* "are closely crowded and the root of the second [i_3] is displaced posteriorly with reference to the median and lateral teeth, as in *Thylacinus* (fig. 4) and the Santa Cruz genera [of marsupials] in general." Excluded were the Microbiotheriidae. Their lower incisors, Sinclair (1906, p. 409) noted, are "spatulate in shape, resembling the incisors of *Dasyurus* rather than *Didelphis*. Unlike these genera the root of the second tooth [i_3] in the series is not displaced posteriorly with reference to the roots of the first and third (fig. 5)." See also Hershkovitz (1992).

Morphological conditions for persistence of a staggered i_3 have disappeared in the extinct South American Groberiidae and Argyrolagidae. The status of i_3 in other extinct American marsupials (Carolameghiniidae, Polydolopidae, and Patagoniidae) is unknown.

Staggered i_3 in Australian marsupials. Australian polyprotodont marsupials have lost an additional lower incisor, but the staggered i_3 persists nonetheless in most. The incisor formula is 4/3 in the Dasyuridae (fig. 6), Thylacinidae (Order Dasyuromorphia, Marshall et al. 1990), all with staggered i_3. The incisor formula is 5/3 in the Peramelidae, Thylacomyidae and Notoryctidae (Order Peramelina, Marshall et al. 1990). In these, and the Myrmecobiidae, mandibular elongation coupled with attenuation tends to eliminate or reduce dental crowding and staggering in the

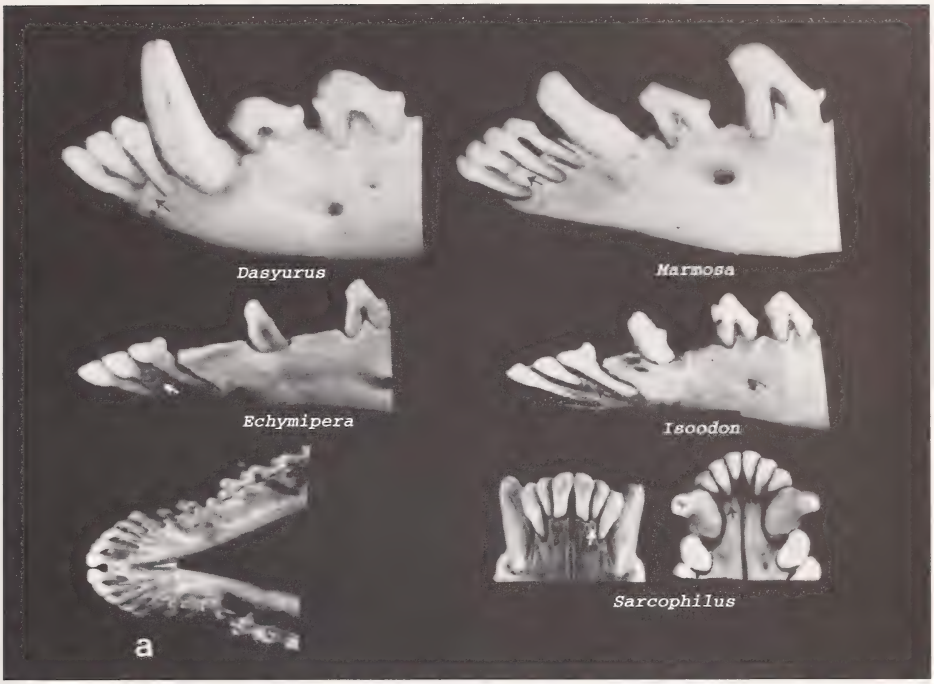


Fig. 6: Staggered i_3 and buttress in Australian marsupials, labial aspects; (*Dasyurus*, *Echimypera*, *Isoodon* and *Sarcophilus*, labial and lingual aspects); top right, American *Marmosa*. Bottom left a, *Dromiciops gliroides* with nonstaggered, nonbuttressed i_3. Modified from Hershkovitz (1992).

incisor field. Nevertheless, i_3 remains staggered in all specimens of *Perameles*, *Isoodon* and *Echymipera* (fig. 6) in the Field Museum collection, other peramelids not represented.

Homologies. In the Order Dasyuromorphia, the first upper incisor appears to be comparable to the didelphoid first upper, hence serially homologous. The numerical first lower incisor (i_2) occludes with the second upper as in didelphoids. The numerical second lower incisor or phylogenetic i_3, is staggered and buttressed and cannot be other than the homologue of the staggered didelphoid i_3. The third lower incisor (numerical fourth) crowded by the canine, appears normal, but alveolar space for an additional incisor is not evident. A vestigial fourth lower incisor, the putative i_5, however, occurs in a specimen examined of *Myrmecobius fasciatus* (FM 35259). The extended incisor formula of the Dasyuromorphia, calculated from the position of staggered i_3, and occlusion between apparent serially homologous upper and lower teeth is, $\frac{1, 2, 3, 4, (5)}{(1), 2, 3, 4, (5)} = \frac{4}{3}$, and in the Peramelina, $\frac{1, 2, 3, 4, (5)}{(1), 2, 3, 4, (5)} = \frac{4}{3}$, the missing teeth shown in parentheses.

Remarks. Mandibular modifications with the effect of eliminating i3 crowding take on various forms. In ant-eating Myrmecobiidae, for example, the three lower incisors are widely spaced in the elongate jaw. In Australian diprotodonts with uncrowded incisors, the lower medial pair of incisors are greatly enlarged, the others reduced in size and number, or absent. As shown by Woodward (1893), the hypertrophied first lower incisor of wallabies (and all other Australian diprotodonts) are homologous with the second or phylogenetic i3 of polyprotodonts (fig. 7).

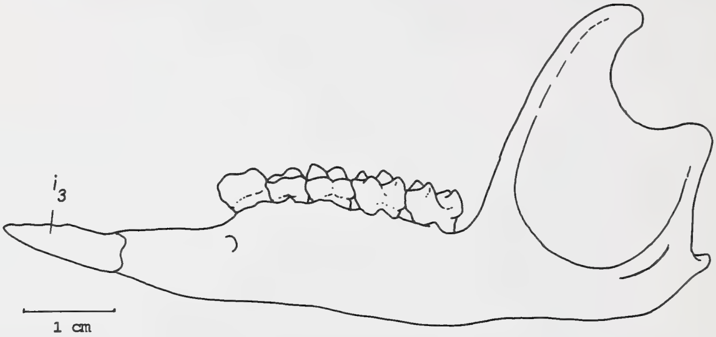


Fig. 7: Rock wallaby *Petrogale inornata* (Macropodidae), left ramus with staggered i3 (Queensland, Australia). Redrawn from Hershkovitz (1982).

Caenolestidae (*Caenolestes, Lestoros, Rhyncholestes*): Elongation of the upper jaw in caenolestids was not accompanied by an equivalent prolongation of the mandible. Instead, the gap between the jaws was bridged by elongation of the lance-like first-in-line incisor or phylogenetic i2. Reduction to near obsolescence of the remaining antemolar teeth decreased incisor tooth crowding in caenolestids but phylogenetic i3 remains pinched between the adjacent incisors. Front teeth reduction in *Rhyncholestes* is more derived, but i3 staggers over i2.

Microbiotheriidae. In *Dromiciops* (figs 6a, 8), the lone surviving taxon of the family and Cohort Microbiotheriomorphia, the spatulate crowns of lower incisors touch, sometimes with slight overlap but without stagger. Mandibles of the holotypes of Miocene *Microbiotherium tontor* and *M. tehuelchum* lack at least the

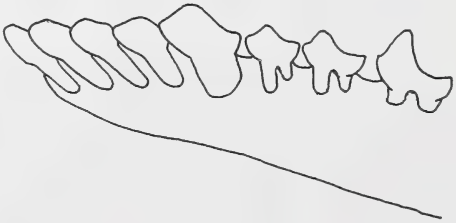


Fig. 8: Monito del monte, *Dromiciops gliroides*. Labial aspect, i3 not staggered, not buttressed.

front two incisors but the orientation of i_{2-5} alveoli present in *M. tehuelchum*, agree with those of *Dromiciops*. The small canine contrasted with the comparatively enormous canine of the Albian didelphid PM 258, or of didelphoids generally, is attributed to retention of the normal or primitive interdental relationships.

The Microbiotheriomorphia, of indisputable, South American origin was inadvertently indicated by Hershkovitz (1992, p. 206) as North American.

Metatherian and eutherian lower incisors compared

The permanent lower incisors of adult eutherians are normally replacement or second generation teeth. They are neither serially nor individually homologous with the equivalent unreplaced or first generation lower incisors of metatherians. The same is true of upper incisors, upper and lower canines, and premolars. Only the unreplaced or first generation eutherian molars are comparable but not demonstrably numerically homologous with first generation metatherian molars. Neither clade can be derived from the other nor are they divergent from a common ancestor.

The basic number of first and second generation eutherian incisors is $\frac{3}{3}$, expressed as $\frac{1,\ 2,\ 3}{1,\ 2,\ 3}$. The count is often much higher in toothed whales (suborder Odontoceti, order Cetacea) and some insectivores (order Insectivora) including a few species of living shrews (family Soricidae), and possibly late Cretaceous forms of Palaeoryctidae. Except in multitoothed whales, and, paradoxically, some edentates, the evolutionary trend has been towards loss of teeth. In some metatherians, the number of functional incisors has been reduced to $\frac{1}{1}$, in some eutherians, all have disappeared.

True homology between first generation eutherian and metatherian lower incisors, and between second generation eutherian and first generation metatherian lower incisors is unlikely (cf. Kirkpatrick 1978, p. 34). Nevertheless, interrelationships between adult or second generation lower incisors of certain eutherians parallels that of first generation metatherian lower incisors.

Among Carnivora, a staggered i_2 in a crowded $\frac{3}{3}$ incisor field is the usual condition in Ursidae, common in Mustelidae, Viverridae, Hyaenidae, individually variable in Canidae and Procyonidae, and uncommon in Felidae except *Acinonyx*. A staggered i_2 is probably similarly distributed among extinct Carnivora but fossil jaws with fully toothed mandibular symphyses are poorly represented in the Field Museum collections. Only a single carnivore with staggered i_2, that of the Miocene *Aleurodon* (Canidae) was preserved. A staggered i_2 of the Eocene *Vulpanus profectus* (Miacidae) is figured by Matthew (1909, p. 383, fig. 23). In all Carnivora examined, i_2 is consistently larger than i_1 and smaller than i_3.

Staggered i_2 has not been seen in other kinds of living or extinct eutherians represented in the Field Museum collections or described or figured in the literature consulted. There are, however, many instances of incisor crowding and crown overlap among the Insectivora with 3 lower incisors on each side but no clear evidence of root or alveolar staggering. In some insectivores with 2 lower incisors such as hedgehogs (Erinaceidae), the missing i_1 may have been crowded out by the enlarged, recumbent and possibly staggered 1_2; the greatly reduced i_3, compressed between the hypertrophied i_2 and canine also appears to be in process of disappearance. Lower incisors in Chiroptera with primitive dentition are also often crowded with crown overlap frequent but I find no instance of staggering in any Field Museum specimen. The chiropteran i_2 is not larger than other incisors and not always the remaining tooth in an incisor field reduced to 1 (Miller 1907, p. 25).

Comparisons between adult metatherian and eutherian lower incisors are summarized as follows, teeth lost in embryogenesis or phylogeny enclosed in parentheses.

Metatheria	Eutheria
1. Functional young or adult incisors are unreplaced or first generation teeth. Potential successional teeth may have been suppressed during embryogenesis.	1. Functional adult incisors are successional second generation teeth; they replace functional first generation deciduous or "milk" teeth.
2. Primitive functional first generation lower incisor formula is (1), 2, 3, 4, 5, in the earliest metatherian known.	2. Basic second generation lower incisor formula is 1, 2, 3; that it may have been 1, 2, 3, (4), or (1), 2, 3, 4, or 1, 2, 3, 4, is unlikely.
3. Complete mandibular dental field formula is i 4 (5); c 1; pm 3; m 4 (5). For loss of first molar see Archer (1978) and Hershkovitz (1982).	3. Complete mandibular dental field formula is i 4; c 1; pm 4; m 3. Whatever the formula, second generation incisors are neither individually nor serially homologous with first generation marsupial incisors.
4. The adult staggered lower incisor (or alveolus) in polyprotodonts with 3 or more lower incisors is the midfield first generation i_3; a raised alveolar buccal buttress is normally present.	4. An adult "staggered incisor" (or alveolus) if present, is midfield second generation i_2, buttress not usually present.
5. Staggered condition of first generation i_3 (or alveolus) is plesiomorphic for all didelphoids including the Australian forms.	5. "Staggered" condition of second generation i_2 is derived or secondary. It developed independently in certain lines of Ferungulata (sensu Simpson, 1945); staggered or not, neither i_2 nor i_3 is homologous with the marsupial i_3.
6. Secondary loss of staggered condition of first generation i_3 in Australian didelphoids may be result of (a) loss of one or both contiguous incisors, (b) reduction in canine size, (c) ontogenetic loss of first molar, (d) mandibular elongation.	6. Unstaggered second generation i_2 is primitive or ancestral and persits in most eutherians with 3 lower incisors.
7. First generation i_3 often largest incisor and normally not lost (but in caenolestids smaller than the lanceolate i_2).	7. Second generation i_2 usually equal to or smaller than second generation i_3 and is last or penultimate incisor to erupt in some phyletic lines.
8. First appearance of staggered i_3 in metatherians identifies the Didelphimorphia.	8. First appearance in therians of one or more functional second generation teeth derived from first generation incisor formula $\frac{1,\ 2,\ 3}{1,\ 2,\ 3}$ (or as in item 2 above), defines earliest eutherian dental grade.

Remarks. Items 5 through 8 cannot be truly compared or equalled for lack of homologous elements. The differences itemized indicate that metatherian and eutherian dental systems evolved independently each from a different base. For a masterful analysis of the independence of the two clades and a retreat from convictions, see Lillegraven (1969).

Phylogenetic and biogeographic significance of the staggered i_3

The staggered i_3, a derived character, is a didelphoid autapomorphy that stamps all living and extinct forms even those where secondarily lost. Included are the Prepidolopidae, Borhyaenidae, Stagodontidae, Peradectidae, Caenolestidae, all polyprotodont marsupials with at least the first to third numerical lower incisors in place, and Australian diprotodonts with i_3 persistent.

In Australian polyprotodonts with all but a single pair of incisors that pair is taken for the original i_3 (Woodward 1893). Marshall et al. (1990, p. 1466) list 11 families among the 44 living and extinct Australian and American marsupials with a single pair of incisors.

The staggered i_3 (or alveolus) present in American and Australian marsupials implies that the dental feature was common before Australian marsupials separated from their South American ancestors. It is highly unlikely that this seemingly anomalous character would have arisen independently in virtually identical form on both continents. Presence of a staggered i_3 alveolus in the mandibular fragment of the Early Cretaceous North American didelphoid PM 583 not only confirms the antiquity of the character complex and its homology in descendants but marks or defines didelphoid differentation from a primitive unstaggered condition such as in microbiotheriids.

Earliest staggered i_3 and oldest didelphoid (fig. 9)

The edentulous mandibular fragment with the staggered alveolus of i_3, recovered in the Trinity Sands of Albian age, late Early Cretaceous, and registered PM 583 in the collections of the Field Museum, is hardly distinguishable from the same part of a young living *Marmosa murina* Linnaeus the stagger included (fig. 6). It had been classified by previous investigators as therian of "metatherian-eutherian" grade, the staggered alveolus of the missing tooth unnoticed. So it remained since first described by Patterson (1956). Reexamination of the mandible by Hershkovitz (1982) revealed the dental trait as unique to all known didelphimorphs. The staggered condition of i_3 continued to be ignored nonetheless by later workers until Creighton noted in his unpublished doctoral dissertation (submitted 1984), that "Hershkovitz (1982) has surveyed the distribution of this seemingly trivial character in extinct and recent marsupials of the eastern and western hemispheres. The staggered and buttressed i^3 [sic = i_3] is present in most recent and extinct polyprotodont marsupials and all didelphids, but is not developed in *Dromiciops* or any of the known fossil microbiotheriids. Based on the nearly ubiquitous presence of this trait in fossil and recent didelphids and their presumed relatives (e. g. borhyaenids) it seems best to regard the lack of a buttressed i_3 as a spezialized feature, unique (among this study collection) to *Dromiciops*." On the contrary, the buttressed i_3 is obviously derived and the unbuttressed i_3 is the natural or primitive character retained in the Microbiotheriidae, *Dromiciops* included (cf. Hershkovitz 1992).

Pappotherium and *Holoclemensia*. The Albian PM 583, described below, may not be the first known Early Cretaceous fossil with didelphoid credentials. A right maxillary fragment with last two molars recovered from another site near the same Albian Paluxy Formation that yielded the mandible, were described by Slaughter (1965) as *Pappotherium pattersonii*. The *Marmosa*-size tritubercular molars could be those of a eutherian (m^{2-3}) or a metatherian (m^{4-5}). Associated premolars appeared more likely eutherian. The lot were treated as therians of "eutherian-metatherian" grade. Shortly thereafter, Slaughter (1968 a) recovered from another site of the same locality an upper marmosidsize molar with protocone missing. It was described as a didelphid and named *Clemensia texana*. An isolated last upper molar was designated paratype and a lower molar was referred. Because of homonomy with an earlier named lepidopteran, Slaughter (1968 b) replaced the name *Clemensia* with *Holoclemensia*. Later, Slaughter (1971) redefined *Pappotherium* as eutherian very near to if not a form of Insectivora. The status of *Holoclemensia* as didelphid was maintained.

Treatment of *Pappotherium* as eutherian and *Holoclemensia* as metatherian was not generally accepted. According to Clemens (1966; 1968) and Lillegraven (1969) both genera were better regarded as theria of "eutherian-metatherian" grade. The judgement was accepted by Turnbull (1971), Tedford (1974), Clemens again (1977), Crompton & Kielan-Jaworowska (1978), Clemens, Lillegraven, Lindsey & Simpson (1979), Kielan-Jaworoska, Eaton & Bown (1979 and figures p. 188), and Clemens still again (1979). At another time Clemens (1971 a; 1971 b), and Lillegraven (1974) followed Slaughter's (1971) treatment of *Holoclemensia* as marsupial. Fox (1980, p. 1497) did in fact regard *Holoclemensia* as a marsupial and *Pappotherium* as a member of the eutherian order Insectivora. Hoffstetter (1975) thought both taxa might be marsupials but concluded that neither had evolved beyond "eutherian-metatherian" grade. A detailed reexamination of the original Patterson and Slaughter material convinced Butler (1978) that *Pappotherium* and *Holoclemensia* are "neither marsupials nor placentals but represent a separate line of evolution." The toothless mandible, PM 593, he believed, could belong to either genus. The focus on molars may have diverted Butler's attention from the diagnostic incisive alveoli of the edentulous PM 593. In any case, Butler solved his problem by referring the mandible to a new infraclass he named Tribotheria for containing mammals with tribosphenic molars not classifiable as either Metatheria or Eutheria. Turnbull (1971) had already proposed the ordinal name Tribosphina for the same therian groups. In the light of present knowledge both terms can be consigned to the waste basket they were intended to serve.

Forging onward, Aplin & Archer (1987, pp. xxi, xxvli, see also Archer 1984, p. 595) proposed the "supercohort" Protodelphia to contain *Holoclemensia* as a "didelphian," yet not a marsupial!

Still more ambiguous and contradictory opinions regarding the systematic position of each of the two genera described by Slaughter (1965) have been expressed.

The bypassed Albian mandible, the oldest known marsupial and so obviously a marmosid-like didelphoid, is described herewith.

Adinodon, new genus (subfamily Adinodontinae, family Marmosidae)

Type species. *Adinodon pattersoni*, new species.

Included species: The type species only.

Diagnosis. The characters of the genus are those of its genotype. The descriptions that follow apply to both taxa. Size as in small Marmosinae such as *Gracilinanus* or *Marmosa*; dental formula as in didelphoids; alveolus of i_3 staggered; canine alveolus large; superior outline of premolar alveoli ovoid; ramus slender, ventral margin nearly straight.

Age. Albian, late Early Cretaceous.

Etymology. *Adinos* (Greek) crowded, combined with *odontos* (Greek) tooth, in allusion to the crowded lower incisors with i_3 staggered, a didelphoid autapomorphy.

Comparisons. The mandible of *Adinodon* is comparable in size and form to those of such living marmosids as the slightly larger *Marmosa* (fig. 6) Gray, the smaller *Gracilinanus* Gardner & Creighton, and by no particular criteria except dental size and association to the sympatric *Holoclemensia* Slaughter and *Pappotherium* Slaughter each described from upper molars. The nearly complete mandible of the Albian *Kokopellia* Cifelli of the Cedar Creek Formation, Utah, is much larger.

Adinodon pattersoni, new species

Holotype. Fragment of edentulous left mandibular ramus with alveoli of 4 incisors (i_{2-5}), canine, premolars (pm_{1-3}) and first molar (m_2), Field Museum no. PM 583; collected between 1950—1952, but likely 1950, by Bryan Patterson.

Type locality. Triconodont Gulley, 21/2 miles SW Greenwood Canyon, Forestburg, Montague County, Texas.

Age. Trinity Sand, Paluxy Formation, Albian age, upper Early Cretaceous (Patterson, 1951, but see Winkler, Murray & Jacobs, 1990, p. 99).

Etymology. The species is named in honor of the late Professor Bryan Patterson, long-time curator of the Field Museum's Division of Vertebrate Paleontology, discoverer and describer without naming the oldest didelphoid known to science.

Description of holotype. Mandible slender with alveoli intact except anterior margin of first incisor (i_2) and posterior margin of numerical first molar (m_2) (fig. 9); alveoli of incisors crowded, that of i_3 (numerical second) wedged between alveoli of phylogenetic i_2 and i_4, the socket with bony buccal buttress; alveolus of canine large, subrectangular in outline; premolar alveoli ovate, long diameter of each increasing from first to last; alveolar surface length of pm_3 slightly more than combined alveolar surface length of i_{4-5} (Table 1).

Comparisons with marmosids of all ages indicate that the holotype was a young adult.

The original description of the mandibular fragment PM 583, by Patterson (1956, p. 25, figs 10, 11) follows, "There were clearly four incisors in this specimen (fig. 9). The alveolus of the first [i_2] is the smallest of the series and that of the third [i_4] the largest, the second and fourth being intermediate in, and of approximately the same size. Relative to the alveoli of the other teeth, that of the canine is enormous. It is elongate-oval in outline and the tooth itself was single-rooted. The eight postcanine alveoli are nearly circular in outline, approximately equal in size, and evidently housed four two-rooted teeth. These are tentatively identified as premolars, the reasons being: (1) the decided break in size and structure between the premolar and molar series should surely be reflected in the alveolar structure, whereas these alveoli are all approximately equal in size; (2) none of the lower molars thus far recovered could have fitted into them.

"Immersion in oil of anise has revealed nearly all the details of the alveoli (fig. 11). That of the first incisor is very procumbent, the remainder becoming progressively more upright in position. The first and second taper evenly to a pointed extremity, the third is longer with a slightly bulbous expansion at the base, and the fourth is the shortest of the series, tapering but little and having a blunt termination. The alveolus for the canine extends ventrally for almost the entire depth of the ramus, tapers only slightly and curves posteriorly to terminate bluntly beneath P_1. The postcanine alveoli have slightly bulbous terminal expansion, similar to but larger than that seen in I_3 [i_4]. The alveoli of P_1 are somewhat shorter than those of P_{2-4} [= $pm_{2,3}$, m_1], which extend ventrally for slightly over half the depth of the ramus.

"The horizontal ramus, so far as preserved, is slender throughout, except in the region of the canine, where it is decidedly swollen on the external side. The ventral border is straight from the canine posteriorward, and slightly concave beneath the incisors. A mental foramen is present below the anterior extremity of P_2. The ligamentous symphysis extends back to a point beneath P_1. No trace of an internal mandibular groove can be seen."

Patterson was undecided regarding the systematic position of the mandibular fragment whether metatherian, eutherian or neither. He (1956, p. 29) opted for neither. "The four incisors," in his opinion, "suggest pantotherian or metatherian affinities, the supposed four premolars pantotherian or eutherian. The molars definitely exclude the Forestburg forms from the Order Pantotheria. The incisor and premolar formulae and the molar structure present a combination such as must have occurred in the placentalmarsupial ancestry." Because of his misappraisal of the premolar number, uncritical appreciation of the incisor morphology, neglect to compare the specimen with small didelphids including one with a deciduous m_1, and disregard of the staggered condition of i_3, Patterson failed to realize that his specimen had already attained metatherian grade.

Remarks. My illustration (fig. 9) of the incisor field with alveoli cleared by immersion in oil of anise, differs somewhat from that of Patterson's (1956, fig. 11, reproduced here in fig. 9) because of a slight inward tipping of the mandible. The altered position shows the proximal or basal portion of the first alveolus (i_2) nearer the base of the third alveolus (i_4), and the second alveolus (i_3) slightly deeper than in Patterson's figure. More significantly, the basal third of the second alveolus (i_3) is wedged between and slightly behind the first and third alveoli, its superior border higher, less concave than that of either the second or fourth alveolus. In short, the didelphoid dental formula, mandibular size and form and the staggered alveolus of i_3 are, in combination, unequivocal evidence of didelphoid presence in Early Cretaceous.

Table 1: Mandibular measurements of four marsupial species. The measurements of all four taxa are based on condition of mandible of *Adinodon*. The new genus and *Gracilinanus* are nearly the same size. *Marmosa* and *Kokopelia* are larger and nearly the same size as each other but dentally are different. Comparisons of teeth, however, are outside the scope of this paper.

	*Adinodon pattersoni*1)	*Gracilianus agilis*2)	*Marmosa murina*3)	*Kokopellia juddi*4)
Total length i_2—m_2	8.39	5.88	8.56	7.94
Total length i_3-ascending ramus	—	10.65	13.21	15.90
Total length i_2-condyle	—	17.24	19.34	—
Mandibular height at m_2	1.98	2.05	2.61	3.28
Mandibular height at C	1.49	1.21	1.98	1.83
Pm1, greatest alveolar length	1.01	1.05	1.25	1.02
Pm2, greatest alveolar length	1.03	1.08	1.43	1.26
Pm3, greatest alveolar length	1.10	0.94	1.40	1.99
Pm1—3, greatest alveolar length	3.34	3.49	5.25	4.56
C alveolar length	1.64	1.13	1.89	1.65
M2—5 alveolar length	—	5.63	7.48	7.95

1) Albian (lower Cretaceous) Texas, 2) Bolivia (Recent), 3) Suriname (Recent), 4) Albian (lower Cretaceous) Utah

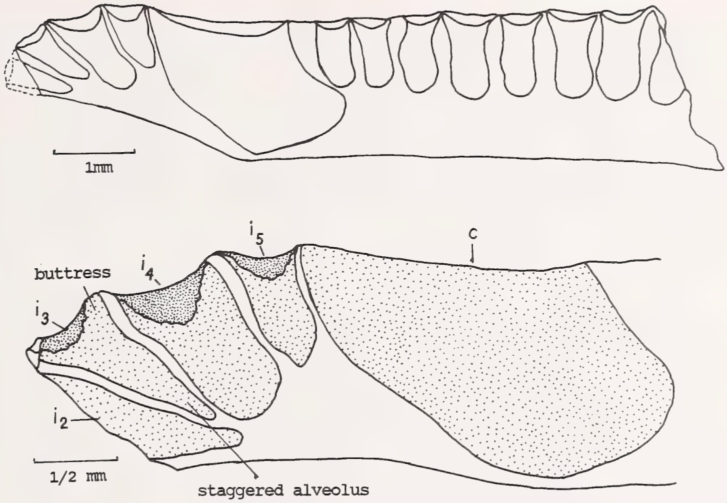


Fig. 9: *Adinodon pattersoni* (holotype). Fragment of left ramus cleared with oil of anise for revealing alveolar outlines. Upper, buccal surface of fragment (i2-5, c, pm1-3, m2), copied from Patterson (1950); same specimen i2-c only seen from labial surface tilted slightly inward to reveal full depth of staggered alveolus i3. Redrawn from Hershkovitz (1982).

Comparisons. The edentulous mandibular fragment differs more or less from similar species of the family Marmosidae, by more slender nearly parallel dorsoventrally-sided ramus; canine larger than that of any didelphoid with comparably sized mandible and of the same-aged *Kokopellia juddi* with normal size canine. Measurements were not included with the original description of *Kokopellia juddi* and those given in table 1 are from a much worn cast kindly donated by Dr. Richard Cifelli. Part of the originally published diagnostic characters from Cifelli (1993, p. 9443) follows.

“Similar to Cretaceous Marsupialia in postcanine dental formula and in general morphology of lower teeth but differs from all described genera in having posteriorly (rather than lingually) placed hypoconulid. Molar morphology differs from primitive tribotheres (e. g., *Kermackia*) in having relatively broader talonids and in lacking a distal metacristid; from advanced tribotheres (e. g., *Iugomortiferum*) in having a more lingually situated paraconid and stronger labial postcingulid; and from early Eutheria (e. g., *Prokennalestes*) in dental formula, presence of a labial postcingulid, lesser development (or lack) of accessory cusps on the ultimate lower premolar, and the presence of an unreduced, more lingually situated paraconid.”

The North American Late Cretaceous *Eodelphis* Matthew, with genotype and only known species, *E. browni*, is marmosine-like in size, proportions and staggered i3 but somewhat larger than the holotype of *Adinodon pattersoni*, with slightly heavier mandible. The lower incisors, according to Matthew (1916, p. 483) are 3 in number, “the second somewhat enlarged, others minute, crowded, vestigial.” The staggered i3 is evident in the illustrations (Matthew 1916, fig. p. 486; pl. 2), the same photographs reveal the position of the expected fourth incisor (i_5) as a minute alveolus wedged between i_4 and c. Reig, Kirsch & Marshall (1987, p. 81) have identified *Eodelphis* as a genus of the family Stagodontidae.

Upper molars of the *Marmosa*-size *Holoclemensia texana* Slaughter and the referred lower molar of the paratype, are the same age and from the same formation as *Adinodon pattersoni* and combine all marsupial diagnostic dental characters. No living didelphoid, however, displays the same combination of characters whether of upper or lower molars. Absence of stylar cusp C is problematic. Slaughter (1971) believed that the metacone smaller than the paracone of *Holoclemensia* was uncharacteristic of marsupials but it was presumed that enlargement evolved with time. The metacone is indeed larger than the paracone in *Marmosa* and all other marmosids and didelphids, but is variable in the didelphoid Caluromyinae. Because of the disparity direct comparison between *Holoclemensia* and *Adinodon* is impossible except for estimates of probable body size. It is remotely possible, nevertheless, that the holotypes of *Holoclemensia* and *Adinodon* might represent one and the same genus, but because of sympatry not the same species. Marshall et al. (1990, p. 484) classify *Holoclemensia* as a stagadontid (order Sparassodonta), a questionable assignment.

Marmosopsis from the Brazilian Itaborai Formation (Middle Paleocene) was described by Paula Couto (1962, p. 157) as a didelphid almost indistinguishable from living *Marmosa* (fig. 6). The description was based on a mandible lacking incisors, canine and pm_1. Abundant additional material consisted of fragments of right and left mandibles with more than enough teeth to complete the molar formula. Paula Couto (1962, p. 157) confessed doubt, however, that a living genus such as *Marmosa* could have survived from Paleocene to present without marked differentation. Nevertheless, time lapse and some trivial dental differences seemed adequate for separation of *Marmosopsis* from *Marmosa*. Rationalization for the separation of *Adinodon* from *Marmosa* or other living marmosids is based on the knowledge that between Early Cretaceous or between any past epoch and present, mouse opossums of the family Marmosidae have evolved. They have been reclassified as 5 subfamilies and those of the subfamily Marmosinae rearranged from one to four genera. The taxa are distinguishable interse primarily by other than mandibular and alveolar characters.

Metatherian-eutherian grade. Indecision regarding the affinities of PM 583 and associated taxa induced Patterson (1956, p. 13) to categorize them as of "metatherian-eutherian grade" meaning perhaps that they had not attained the evolutionary grade of either clade. In no sense could "metatherian-eutherian grade" mean ancestral, intermediate, hybrid, or anything meaningful. Nevertheless, "metatherian-eutherian grade" has since acquired a pseudoequivalence to subclass (cf. Clemens et al. 1979, p. 9; Kielan-Jaworowska et al. 1979, p. 182, etc.) for taxa that should be categorized as *incertae sedis*, or assigned to an existing or specially formulated hierarchy. In this particular case, size and proportion of the fossil, mandibular dental formula, and the telltale staggered alveolar i_3 mean didelphoid, most likely marmosid.

Acknowledgements

My thanks are expressed to the Geology Department of the Field Museum and Dr. William D. Turnbull for making available and granting me permission to study and describe the Albian marsupial here named *Adinodon pattersoni* in honor of its discoverer, the late Professor Brian Patterson. The greatly appreciated gift to the Chicago Museum of a cast of the holotype mandible *Kokopellia juddi* Cifelli donated by Professor Richard L. Cifelli of the Oklahoma Museum of Natural History, is acknowledged with thanks. The text figures of the Hershkovitz (1982) originals were redrawn by Kathleen Telfer. The computer typing of the manuscript was by Eunice Hoshizaki.

Zusammenfassung

In der Evolution der Marsupialia ging eine fortschreitende Reduktion der Schnauzenlänge einher mit Zahnstauchung und Zahnverlust. Dem Verschwinden des ersten unteren Schneidezahnes bei den frühesten Beuteltieren folgte die Rückbildung und der Verlust von ersten Molaren, den sogenannten „Milchprämolaren", vermutlich in der frühen Kreide oder im späten Jura. Stauchung und Herausschieben des dritten unteren Schneidezahnes erfolgten nicht später als in der frühen Kreidezeit und bilden das entscheidende Merkmal der Kohorte Didelphimorphia. Die phylogenetische und biogeographische Bedeutung des herausgehobenen und gewöhnlich buccal von einem Knochenwulst abgestützten i_3 (numerisch der zweite) wird diskutiert. Die Zahnformeln der Metatheria und der Eutheria werden verglichen, und es wird gezeigt, daß sie entwicklungsbiologisch und in der Abfolge der Zähne nicht homolog sind. Eine in dieser Arbeit beschriebene neue Gattung und Art aus dem Albian von Texas (obere Unterkreide) repräsentiert wahrscheinlich das älteste bekannte didelphoide Beuteltier. Sein herausgehobener i_3 impliziert eine Differenzierung der Metatheria in der frühen Kreide oder im späten Jura.

References

Aplin, K. P. & M. Archer (1987): Recent advances in marsupial systematics with a new syncretic classification. — pp. xv—lxxii. In Archer, M. ed., Possums and Opossums, vol. 1. Surrey Beatty & Sons, and Royal Zoological Society of New South Wales, Chipping Norton, NSW.

Archer, M. (1978): The nature of the molar-premolar boundary in marsupials and a reinterpretation of the homology of marsupial cheekteeth. — Mem. Queensl. Mus. 18 (2): 157—164.

Archer, M. (1984): Origins and early radiations of marsupials. — pp. 565—631. In Archer, M. & G. Clayton, eds., Vertebrate Zoogeography and Evolution in Australia. Hesperian Press, Perth.

Berkovitz, B. K. B. (1978): Tooth ontogeny in *Didelphis virginiana*. — Austr. J. Zool. 26: 61—68.

Butler, P. M. (1978): A new interpretation of the mammalian teeth of tribosphenic pattern from the Albian of Texas. — Breviora, Harvard University 446: 1—27.

Cifelli, R. L. (1993): Early Cretaceous mammal from North America and the evolution of marsupial dental characters. — Proc. Nat. Acad. Sci. 90: 9413—9416.

Clemens, W. A. Jr. (1966): Fossil mammals of the type Lance Formation. Part II. Marsupialia. — Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 62: 1—122.

Clemens, W. A. Jr. (1968): Origin and early evolution of the marsupials. — Evolution 22: 1—18.

Clemens, W. A. Jr. (1971 a): Mammalian evolution in the Cretaceous. — Zool. J. Linn. Soc. 50, Suppl. 1: 165—180.

Clemens, W. A. Jr. (1971 b): Mesozoic evolution of mammals with tribosphenic dentitions. — pp. 181—192. In Dahlberg, A. A., ed., Dental Morphology and Evolution. University Chicago Press, Chicago.

Clemens, W. A. Jr. (1977): Phylogeny of the marsupials. — pp. 67—68. In Stonehouse, B. & G. Gilmore, eds., The Biology of Marsupials. MacMillan Press, Ltd., London.

Clemens, W. A. Jr. (1979): Marsupialia. — pp. 192—220. In Lillegraven, J. A., Z. Kielan-Jaworoska & W. A. Clemens, eds., Mesozoic Mammals. University California Press, Berkeley.

Clemens, W. A. Jr., J. A. Lillegraven, E. H. Lindsay & G. G. Simpson (1979): Where, when, why, and what: A survey of known Mesozoic mammal distribution. — pp. 7—58. In Lillegraven, J. A., Z. Kielan-Jaworowska & W. A. Clemens, eds., Mesozoic Mammals. University of California Press, Berkeley.

Creighton, G. K. (1984): Systematic studies on opossums (Didelphidae) and rodents (Cricetidae). — Unpublished dissertation, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan. Submitted 1984.

Crompton, A. W. & Z. Kielan-Jaworowska (1978): Molar structure and occlusion in Cretaceous therian mammals. — pp. 249—287. In Butler, P. M. & K. A. Joysey, eds., Development, Function and Evolution of Teeth. Academic Press, New York.

Fox, R. C. (1980): *Pisopsis pattersoni* n. gen. and sp., an unusual therian from the Upper Cretaceous of Alberta, and the classification of primitive tribosphenic mammals. — Canad. J. Earth Sci. 17: 1489—1498.

Fox, R. C. (1983): Notes on the North American marsupials *Herpetotherium* and Perodectes. — Canad. J. Earth Sci. 20: 1565—1578.

Hershkovitz, P. (1982): The staggered marsupial lower third incisor (I_3). — Geobios, Mém. Special 6: 191—200.

Hershkovitz, P. (1992): Ankle bones: The Chilean opossum *Dromiciops gliroides* Thomas, and marsupial phylogeny. — Bonn. zool. Beitr. 43: 181—213.

Hoffstetter, R. (1971): Le peuplement mammalien de l'Amerique du Sud. — Anales Academia Brasiliana Ciencias, 43 (suppl.). Premier Simposio Brasileira Palaentologia, Rio de Janeiro, 1970: 125—144.

Hoffstetter, R. (1975): Les marsupiaux et l'histoire des mammifères: Aspects phylogénitiques et chorologiques. — pp. 591—610. In Colloque Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, no. 218 (Paris, 4—9 juin, 1973).

Kielan-Jaworowska, Z., J. G. Eaton & T. M. Bown (1979): Theria of metatherian-eutherian grade. — pp. 182—191. In Lillegraven, J. A., Z. Kielan-Jaworowska & W. A. Clemens, eds., Mesozoic Mammals: The First Two Thirds of Mammalian History. University of California Press, Berkeley.

Kirkpatrick, T. H. (1978): The development of the dentition of *Macropus giganteus* (Shaw). An attempt to interpret the marsupial dentition. — Australian Mammalogy 2: 29—35.

Lillegraven, J. A. (1969): Latest Cretaceous mammals of upper part of Edmonton Formation of Alberta Canada and review of marsupial-placental dichotomy in mammalian evolution. — Univ. Kansas Paleont. Contrib., Article 50 (Vertebrata 12), 122 pp.

Lillegraven, J. A. (1974): Biogeographical considerations of the marsupial-placental dichotomy. — Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 263—283.

Marshall, L. G. (1976): Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. — Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 117: 1—89.

Marshall, L. G., J. A. Case & M. O. Woodburne (1990): Phylogenetic relationship of the families of marsupials. — pp. 433—505. In H. H. Genoways, ed., Current Mammalogy, Vol. 2. Plenum Press, New York.

Matthew, W. D. (1909): The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, Middle Eocene. — Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. 9 (6): 289—567.

Matthew, W. D. (1916): A marsupial from the Belly River Cretaceous. With critical observation on the affinities of the Cretaceous mammals. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 35 (25): 477—500.

Miller, G. M. (1907): The families and genera of bats. — Bull. U. S. Nat. Mus. 57: i—ix, 1—282.

Pascual, R. (1980): Prepidolopidae, nueva familia de Marsupialia Didelphoidea del Eoceno Sudamericano. — Ameghiniana 17: 216—242.

Patterson, B. (1951): Early Cretaceous mammals from northern Texas. — Amer. J. Sci. 249: 31—46.

Patterson, B. (1956): Early Cretaceous mammals and the evolution of mammalian molar teeth. — Fieldiana: Geology 13 (1): 1—105.

Paula-Couto, C. de (1962): Didelfideos fósiles del Paleoceno de Brasil. — Revista Mus. Argent. Cien. Nat. "Bernardino Rivadavia," Zool. 8 (12): 135—166.

Reig, O. A., J. A. Kirsch & L. G. Marshall (1985): New conclusions in the relationships of the opossum-like marsupials with an annotated classification of the Didelphimorphia. — Ameghiniana 21: 335—343.

Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85: i—xvi + 1—350.

Sinclair, W. J. (1906): Marsupialia. — pp. 333—460, pls. XL—LXV. In Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896—1899, vol. IV, Paleontology 1, Part III Mammalia of the Santa Cruz Beds. Princeton University, Princeton, New Jersey.

Slaughter, B. H. (1965): A therian from the Lower Cretaceous (Albian) of Texas. — Postilla 93: 1—17.

Slaughter, B. H. (1968a): Earliest known marsupials. — Science 162: 254—255.

Slaughter, B. H. (1968b): Earliest known eutherian mammals and the evolution of premolar occlusion. — Texas J. Sci. 20: 3—12.

Slaughter, B. H. (1971): Mid-Cretaceous (Albian) therians of the Butler farm local fauna, Texas. — Zool. J. Linn. Soc. 50, suppl. 1: 131—143.

Storch, G. & H. Haubold (1989): Additions to the Geiseltal mammalian faunas. Middle Eocene: Didelphidae, Nyctitheriidae, Myrmecophagidae. — Paleovertebrata 19: 95—114.

Tedford, M. H. (1974): Marsupials and the new paleogeography. — pp. 109—126. In Ross, C. A., ed., Paleogeographic provinces and provinciality. Society Economic Paleontologists and Mineralogists, special publication no. 21, Tulsa, Oklahoma.

Turnbull, W. D. (1971): The Trinity therians: Their bearing on evolution in marsupials and other therians. — pp. 151—179. In Dahlberg, A. A., ed., Dental Morphology and Evolution. University Chicago Press, Chicago.

Winge, H. (1893): Jordfunde og nulevende Pungdyr (Marsupialia) fra Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasilien, E. Museu Lundii. — Copenhagen, 2 (2): 1—149.

Winge, H. (1941): The interrelationships of the mammalian genera. Translated from the Danish by E. Deichmann and G. M. Allen, Vol. 1. — Kopenhagen.

Winkler, D. A., P. A. Murry & L. L. Jacobs (1990): Early Cretaceous (Comanchean) vertebrates of central Texas. — J. Vert. Paleont. 10: 95—116.

Woodward, M. F. (1893): Contribution to the study of mammalian dentition, pt. 1, On the development of the teeth of the Macropopidae. — Proc. zool. Soc. Lond. 1893: 450—473.

Woodward, M. F. (1896): On the teeth of the Marsupialia with especial reference to the premilk dentition. — Anat. Anz. 12: 281—291.

Philip Hershkovitz, Department of Zoology, Field Museum, Roosevelt Road at Lake Shore Drive, Chicago, IL 60605, U. S. A.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 3—4	S. 171—172	Bonn, Mai 1995

Archaeodesmana Topachevski & Pashkov, the correct name for *Dibolia* Rümke, a genus of fossil water moles (Mammalia: Talpidae)

R. Hutterer

An array of aquatic desman-like moles, usually grouped into the subfamily Desmaninae of the Talpidae, lived in Europe and Asia Minor from the Late Miocene to the Pleistocene. Of these, only two genera and species, *Galemys pyrenaicus* (Geoffroy, 1811) and *Desmana moschata* (Linnaeus, 1758), survived into present times and still occur in relict populations in the Iberian Peninsula and in southern Russia and Ukraine, respectively. In her classical review of the Desmaninae Rümke (1985) erected a new genus *Dibolia* to include nine extinct species of small water moles which shared bi-lobed lower incisors, a probable synapomorphy previously recognized and discussed by Storch (1978) and Engesser (1980).

Dibolia may have played a crucial role in the phylogeny of the Desmaninae. In the view of Rümke (1985) the genus constitutes the sister taxon of extant *Galemys* plus *Desmana*, in contrast to Hutchison (1974) who considered *Mygalina* as closest relative. Fossils of *Dibolia* have been found in Spain, France, Germany, Austria, Hungaria, Czech Republic, Greece, and Turkey (Rümke 1985), and recently Harrison & Kowalska (1992) recorded its presence in the Early Pliocene deposit (Early Ruscinian, MN 14 lower part) of Podlesice in Poland.

Unfortunately *Dibolia* Rümke is not available. I recently recognized the homonymy of the mole genus and *Dibolia* Latreille, a widely distributed genus of chrysomelid beetles (Seeno & Wilcox 1982) which antedates *Dibolia* Rümke by 156 years. Independently, Rzebik-Kowalska & Pawlowski (1994) also recognized this homonymy. While this note was in press, they proposed a new substitute name for *Dibolia*. However, in an addendum Rümke (1985: 239) briefly reviewed a paper by Topachevski & Pashkov (1983) on the supraspecific systematics of water-moles of the genus *Desmana* in which they proposed a number of new subgenera, some of them on the basis of undescribed type species and thus being nomina nuda. Because her manuscript was already completed, Rümke (1985) did not apply the taxonomic changes proposed by Topachevski & Pashkov (1983). One of their valid new names was based on *Desmana pontica* Schreuder, 1940, a species which Rümke (1985) alternatively included into her new genus *Dibolia*. A new replacement name is therefore not required and *Dibolia* Rümke may be furtherc known as

Archaeodesmana Topachevski & Pashkov, 1983 stat. nov.

Desmana (*Archaeodesmana*) Topachevski & Pashkov, 1983: 43 (Type species *Desmana pontica* Schreuder, 1940).

Dibolia Rümke, 1985: 85 (Mammalia, Talpidae; type species *Dibolia dekkersi* Rümke, 1985), non *Dibolia* Latreille, 1829: 155 (Coleoptera, Chrysomelidae).

Ruemkelia Rzebik-Kowalska & Pawlowski, 1994: 75 (replacement name for *Dibolia* Rümke); new synonym.

A diagnosis of *Archaeodesmana* was given by Topachevski & Pashkov (1983), and detailed descriptions and figures of further species were published by Rümke (1985) under genus *Dibolia*; the gender of *Archaeodesmana* is feminine.

Nine species have been named so far, which form a sequence from the Late Miocene to the Middle-Late Pliocene (Early Villanyian, MN 16): *Archaeodesmana vinea* (Storch, 1978), *A. turolensis* (Rümke, 1985) (nom. emend.), *A. adroveri* (Rümke, 1985), *A. luteyni* (Rümke, 1985), *A. major* (Rümke, 1985), *A. pontica* (Schreuder, 1940), *A. dekkersi* (Rümke, 1985), *A. brailloni* (Rümke, 1985), and *A. bifida* (Engesser, 1980).

I thank Dr. G. Storch (Frankfurt) for his comments and stratigraphic information.

References

Engesser, B. (1980): Insectivora und Chiroptera (Mammalia) aus dem Neogen der Türkei. — Schweiz. Paläont. Abh. 102: 45—149.

Harrison, D. L. & B. R. Kowalska (1992): Observations on the occurrence of *Dibolia* (Talpidae: Desmaninae) in the Lower Pliocene of Poland. — Cranium 9: 105—108.

Hutchison, J. H. (1974): Notes on the type specimens of European Miocene Talpidae and a tentative classification of Old World Tertiary Talpidae (Insectivora: Mammalia). — Geobios 7: 211—256, 7 pl.

Latreille, P. A. (1829): Les crustaces, les arachnides et les insectes . . . — In G. Cuvier: La règne animal. 2ème éd. 56 pp. Paris.

Rümke, C. G. (1985): A review of fossil and recent Desmaninae (Talpidae, Insectivora). — Utrecht Micropal. Bull., spec. Publ. 4, 241 pp., 4 pl.

Rzebik-Kowalska, B. R. & J. Pawlowski (1994): *Ruemkelia* (Mammalia, Insectivora, Talpidae) nom. nov. for *Dibolia* Rümke, 1985 (nec Latreille, 1829). — Acta zool. cracov. 37: 75—76.

Seeno, T. N. & J. A. Wilcox (1982): Leaf beetle genera (Coleoptera: Chrysomelidae). — Entomography 1: 1—221.

Storch, G. (1978): Die turolische Wirbeltierfauna von Dorn-Dürkheim, Rheinhessen (SW-Deutschland). 2. Mammalia: Insectivora. — Senckenbergiana lethaea 58: 421—449.

Topachevski, V. A. & A. V. Pashkov (1983): Nadvidovaya sistematica vykhukholei roda *Desmana* (Insectivora, Talpidae). — Vestnik Zoologii 3: 39—45.

Dr. Rainer Hutterer, Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 3—4	S. 173—190	Bonn, Mai 1995

Morphological and molecular data against the monophyly of Dendromurinae (Muridae: Rodentia)

C. Denys, J. Michaux, F. Catzeflis, S. Ducrocq, P. Chevret

Abstract. For the first time, the eight known genera of Dendromurinae have been studied in a comparative analysis of their morphological characteristics, mainly dental ones. Phylogenetic interpretations based on comparative morphology with other African Muridae sensu lato are discussed. The taxon Dendromurinae appears to be paraphyletic and might be composed of at least 4 independent lineages. A first one includes *Dendromus*, *Steatomys*, *Malacothrix* and *Megadendromus*; a second one groups *Prionomys* and *Dendroprionomys*. The third and fourth lineages consist of *Deomys* and *Leimacomys*, respectively, and this latter genus clusters with Gerbillinae (*Gerbillus*, *Tatera*). Results obtained from DNA-DNA hybridization experiments in which only two Dendromurinae (*Deomys* and *Steatomys*) are involved, are also discussed. Molecular and morphological data both agree on the fact that the two genera *Deomys* and *Steatomys* do not cluster in a monophyletic group. The status of the Dendromurinae has to be revised.

Key words. Rodentia, Muridae, Dendromurinae, dental morphology, DNA-DNA hybridization, phylogeny.

Introduction

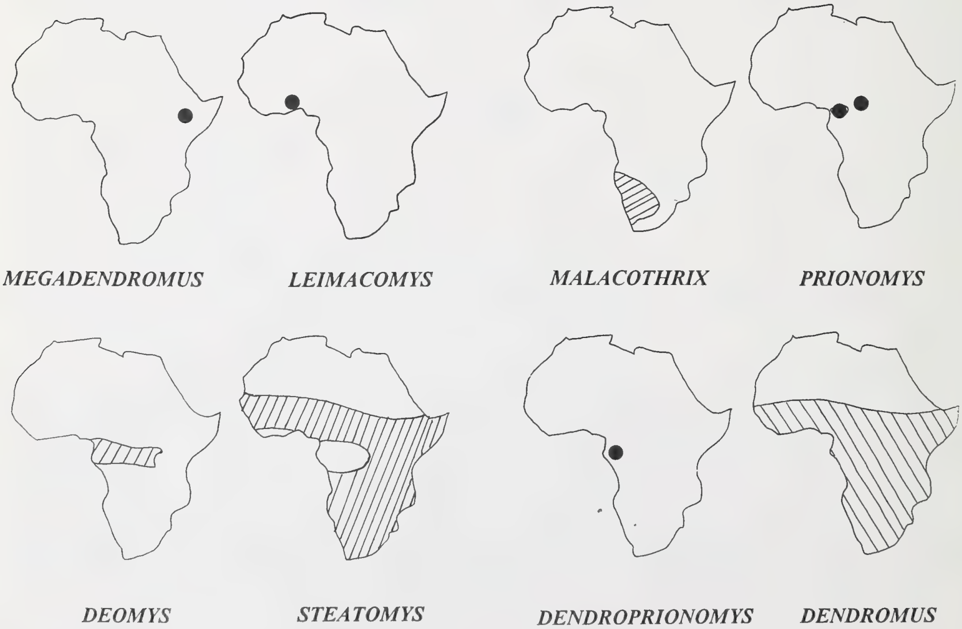
Dendromurinae (tree mice and fat mice) are presently tropical African representants of the Muroidea rodents characterized by semi-insectivorous diet and ability to climb for some of them. Among the eight genera constituting this group (Musser & Carleton 1993) there are 6 taxa with narrow geographic distribution (Fig. 1) whose dental characters and affinities are still not clearly established. The different classification of Muroidea (Allen 1939; Misonne, 1969; Chaline et al. 1977; Ellerman 1940—41; Simpson 1945; Arata 1967) indicate various systematic positions of Dendromurinae as well as various numbers of genera attributed to this taxon (see summary in Meester et al. 1986). The Dendromurinae were classified among Muridae or Cricetidae by different authors, or even attributed to a separate family (Chaline et al. 1977). New molecular data (this paper) and new Miocene fossil material (Lindsay 1988) attributed to this group are today available. Moreover, no author has ever presented and discussed together the dental patterns of all eight extant dendromurine genera. The few available partial studies of selected representants of Dendromurinae have ruled out the possibility that this group is monophyletic (Rosevear 1969; Chaline et al. 1977; Carleton & Musser 1984).

First investigations on dental morphology (Petter 1966a; Lavocat 1959, 1964, 1967) have concluded that Dendromurinae derive directly from fossil Muroidea with a cricetid dental pattern as exhibited by Miocene members of the cricetid radiation.

But none of the latter authors has suggested any hypothesis on the polyphyly of the group for the reason that only the most common representants of the subfamily (*Dendromus* and *Steatomys*) were treated.

Moreover, systematical studies on fossil Muroidea give a prominent importance to the upper and lower M1 to the detriment of other teeth and especially of the upper M3/. Jacobs (1978), Jaeger et al. (1985), Lindsay (1988) discussed almost only about the upper M1/ or lower M/1 dental features. This situation cannot longer last since Denys & Michaux (1992) have recently shown the importance of the upper M3/ for phylogenetic purpose among Murinae and related taxa.

After detailing the characteristics of each of the eight genera currently accepted as Dendromurinae, the present paper will give the point of view of morphologists on the monophyly of the subfamily Dendromurinae. The phylogenetic trees derived from morphological traits and the trees obtained from molecular distances will be presented. In the latter case, DNA/DNA hybridization experiments involve a more restricted sample of only two Dendromurinae (*Deomys* and *Steatomys*), which are compared to *Cricetomys*, *Gerbillus*, *Acomys*, *Uranomys* and two Murinae. This approach is a necessary step in order to further discuss the status of some controversial Miocene fossil remains. The attribution of the fossil to one or the other subfamilies of Muroidea have immediate consequences on the calibration with time of the molecular data.


MEGADENDROMUS *LEIMACOMYS* *MALACOTHRIX* *PRIONOMYS*

DEOMYS *STEATOMYS* *DENDROPRIONOMYS* *DENDROMUS*

Fig. 1: Geographical distribution of the eight Dendromurinae genera according to the literature.

Review of the Dendromurinae

Alston (1876: p. 82) created the subfamily Dendromyinae characterized by "incisors convex in front; molars tuberculate. Infraorbital foramen opening not narrowed below; coronoid process very small. Ears hairy. Claws long." In this original description, the new subfamily comprised 3 genera: *Dendromus*, *Steatomys* and *Lophuromys*. The latter genus has been removed and attributed to Murinae. Since that time 6 supplementary genera have been included in the subfamily Dendromurinae. Dendromurinae are today restricted so subsaharan Africa (Fig. 1), and two of the eight genera traditionally constituting this taxon are rather well known for they are relatively common and widespread all over tropical African savannas: *Dendromus* and *Steatomys*. The other six dendromurine genera are monospecific and have restricted distribution areas. Some taxa are represented by less than 10 specimens and one, *Leimacomys*, is declared as almost extinct (Schlitter 1989).

The type genus is *Dendromus* Smith, 1829, which shows a high variability in morphology and is represented, according to the recent revision of Musser & Carleton (1993) by at least eleven species. This African climbing mouse or tree mouse shows a soft pelage and has a long thinly-haired and prehensile tail, longer than head and body (Tab. 1). *Dendromus* is the only dendromurine showing only three well developed digits on the forefoot, the toes being long and slender. The first digit is opposable, which is of considerable help for climbing. *Dendromus* is not really arboreal and no specimen has been trapped in a tree, but almost all species are good climbers. African climbing mice are known to make round nests of dry grasses and to climb up slender grass stems. Females have 8 mammae and there is an average of 3 or 4 youngs per litter (2 to 8 embryos). The genus is found in most habitats of the savannas and montane zones (up to 4300 m altitude) except true rain forest. Dieterlen (1971) has given morphological and ecological features for 5 species of central Africa. *Dendromus* favours savanna, marshes, tall dense grasses near rivers, and has been seen eating small lizards, bird eggs, nestlings, and even killing snakes (Kingdon 1974). Roberts (1951) indicates a majority of grass seeds eaten with a complement of insects. Bohman (1942) has made one of the last extensive systematic revisions of the whole genus (except for the species *D. mystacalis* and *D. melanotis*).

Steatomys Peters, 1846 is well known for its ability to accumulate fat and to estivate in deep burrows during the dry season hence its vernacular name of "fat mouse". It is characterized by four toes on the forefoot and five toes on the hind foot, but with no opposable digit. *Steatomys* has a short tail, smaller than head and body (Tab. 1). Primarily a savanna inhabitant, *Steatomys* can also be found all over Africa from semi-desertic zones to forest clearing fields or to degraded forest or forest edge. Nocturnal and terrestrial, this genus eats seeds, grass, bulbs, some termites and insects. There are 1 to 7 youngs per litter. At least six species have been recognized by Musser & Carleton (1993), but careful systematic revisions are needed.

Leimacomys Matschie, 1893, known as the "Togo mouse" or the "groove-toothed forest mouse", is poorly known by two specimens only. The type locality is in the high forest belt in Togo. Its short naked tail, the four digits on the forefoot as well as the hind foot with 5 toes suggest terrestrial habits (Tab. 1). In describing its skull and tooth morphology, and after opening its stomach Dieterlen (1976a) concludes to an insectivorous diet.

Megadendromus Dieterlen & Rupp, 1978 (no vernacular name known) is the last discovered Dendromurinae and is found only in the Bale Mountains and on Mt Chilalo in Ethiopia. Demeter & Topal (1982) describe a supplementary individual from Dinshu trapped in a bush of *Erica arborea* in a generally open *Hagenia* woodland. Morphologically it looks like a giant *Dendromus*. It is also known by less than 10 individuals. According to the original description, this genus has 4 digits on the forefoot but with a very small fifth one, the first one being missing. The hind foot has 5 digits with the fifth one being probably opposable. Its habitat is the ericaceous scrub moorland of high altitude (3000 to 3800 m). Nothing is known about its diet or its reproduction (Tab. 1).

Deomys Thomas, 1888 is either called the "Congo forest mouse" or the "link rat" (in Rosevear 1969). The latter vernacular name has been used to build its scientific Greek name given by Thomas, "deo" means I link, "mys", mouse. Thomas (1888: p. 132) believed this genus being in intermediate systematic position between Mures and Criceti on the basis of dental morphology. *Deomys* is a terrestrial rodent with a long hind foot and a scaly tail longer than head and body (Tab. 1). Its habitat is the true rain forest were it lives on the ground and feeds on insects (mostly termites) and other invertebrates (specially millipedes and slugs) for 40 to 65 %, the remaining of its diet consisting in vegetable matter (Genest-Villard 1980). Its nests are made of shredded leaves and vegetable fibers and are situated in holes and crevices or at the basis of the trees. It is a good climber but remains on the ground most of the time. *Deomys* seems to be territorial, found usually as a pair of male and female, or a female with youngs. There are 1 to 3 youngs per litter, most of the time only 2.

Prionomys Dollman, 1910 or "Dollman's tree mouse" is found only in Cameroon and the Central African Republic. This forest living rodent is a burrowing animal which is probably exclusively insectivorous as only ants have been found in its stomach (Genest-Villard 1980). The hand of *Prionomys* has 4 digits whereas the hind foot has 5 digits with the first being very well developed and opposable; the tail is semi-prehensile (Petter 1964, 1966b). Measurements are given in Table 1. Dollman (1910) cited also that the small ears of *Prionomys* are round and simple, with no such internal folds as in *Dendromus*. The tail is long and almost naked. Dollman concluded that *Prionomys* appears to be more closely related to *Dendromus* than to any other of the allied genera, due to its long prehensile tail. He also concluded that molar, skull and external characters distinguish this genus from other dendromurines. The original description tells nothing about the habitat and living habits of this rodent.

Dendroprionomys Petter, 1966 is known by 5 specimens from Brazzaville (Congo). Nothing is known about its habits (Tab. 1). *Dendroprionomys* shows an intermediate morphology between *Dendromus* and *Dendroprionomys* and is characterized, according to Petter (1966b), by 5 digits in the hind foot with the fifth being opposable. It is a forest living animal.

Malacothrix Wagner, 1843, the gerbil mouse or the long (large) eared mouse, is endemic to South Africa where it lives in semi-desert regions in sandy plains, grassy velds, pans with karroid vegetation (Tab. 1). This terrestrial nocturnal animal constructs deep burrows and has a granivorous diet. The pelage is long, dense and silky; the hind foot has only 4 toes contrary to *Steatomys* and *Dendromus* which have 5.

The soles are hairy, the foot is very narrow. The tail is shorter than head and body length. There are generally 2 to 7 youngs per litter after a gestation of about 22—26 days on average. See Table 1 for comparison with other genera.

When considering altogether the external characteristics of the eight dendromurine genera as well as their way of life, it is quite evident that they do not constitute a homogeneous group.

Table 1: Main measurements and characteristics of the Dendromurinae genera. TL = tail length, HB = Head and Body length, Mamm. = Number of mammae according to the literature, Number of species (NS) according to Musser & Carleton (1993).

Genus	NS	Habitat	Weight	TL	HB	MAMM
Dendromus	11	Savanna	5—21	65—132	50—100	8
Dendroprionomys	1	?Forest	?	108	77	?
Deomys	1	Forest	40—70	150—215	120—160	4
Leimacomys	?	?Forest	ca. 30	37	118	?
Malacothrix	1	Semi-desert	7—20	28—42	65—95	8
Megadendromus	1	Moorland	49—66	92—110	117—129	?
Prionomys	1	Forest	?	100—112	60— 85	?
Steatomys	6	Savanna	5—70	34—59	65—145	8—16

Material and methods

Modern specimens from different regions of Africa have been examined in different collections, especially those from the MNHN (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), BMNH (Natural History Museum, London), Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervuren), ZFMK (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn), SMNS (Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart), HZM (Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, G. B.), ZMB (Zoologisches Museum Berlin), HNM (the Hungarian Natural History Museum, Budapest), and TM (Transvaal Museum, Pretoria, South Africa).

The specimens drawn here (Fig. 2) are considered typical for the genera despite the high variability of dental patterns. The nomenclature and the terminology of teeth characteristics follow Miller (1912), Mein & Freudenthal (1971), Musser (1981), and Denys et al. (1992). Phylogenetic analyses were conducted with the aid of the PAUP 3.1 program (D. Swofford 1993). DNA-DNA hybridization methodology is explained in Chevret et al. (1993).

Dental morphology patterns and phylogenetic analyses

Phylogenetic analyses have been performed on the eight genera traditionally included in the Dendromurinae: *Dendromus*, *Dendroprionomys*, *Deomys*, *Leimacomys*, *Malacothrix*, *Megadendromus*, *Prionomys*, *Steatomys*. In order to test the monophyly of the taxon Dendromurinae as here defined, several taxa have been used as outgroups: Petromyscinae, Cricetomyinae, *Macrotarsomys* (Nesomyinae), *Mystromys* (Muridae incertae sedis), some Gerbillinae (*Gerbillus*, *Tatera*), questionable Murinae (*Acomys*, *Lophuromys* and *Uranomys*: Chevret et al. 1993) and true Murinae (*Arvicanthis*, *Mus*).

14 characters relative to cheek teeth and 6 characters relative to general morphology and skull have been used. Multistates characters have been recoded in two states characters, the total of which is 29. Outgroup comparison and paleontological information allow a definition of primitive and derived states. The taxa/characters matrix is given in Table 2. For two states characters, primitive and derived states are respectively defined as (0) and (1). The successive states of a morphocline for a three states character are indicated as follows: (0,0), (1,0) and (1,1). Two different derived states originating from the same ancestral (0,0) state are noted (1,0) and (0,1) respectively.

The interpretations of the dendromurine dental patterns are based on the hypothesis of their derivation from an ancestor with a cricetid dental pattern: upper M1 has 5 cusps (anterocone, paracone, protocone, metacone, and hypocone), upper M2 has 4 cusps (paracone, protocone, metacone, and hypocone) and upper M3 has two or three cusps (paracone, protocone, and sometimes a hypocone) (for terminology, see Lindsay 1988). Crests link these cusps. Lower molars are generally not taken into account because of the absence of relevant major morphological change. The evolution which leads to the dental pattern of Dendromurinae thus consists in the acquisition of a cusp on the labial (or internal) side of upper M1 and M2, the enterostyle or cusp t4, and loss of longitudinal crests or lophs (Petter 1966a; Lavocat 1959, 1967; Lindsay 1988). The importance of the presence of a supplementary internal cusp on upper M1 is stressed by many authors as a diagnostic criteria for the definition of the subfamily. However this character is not sufficient to define Dendromurinae as it is also present in Petromyscinae, in Murinae and Cricetomyinae. In the two latter groups this cusp is found in association with another internal cusp: one in an anterior position in Murinae, one in a posterior position in Cricetomyinae. Other dental traits involved in the comparative study deal directly with structures of the cricetid dental pattern: transverse lophs and longitudinal crests. Transverse lophs and longitudinal crests are primitive. The schematic dental morphology of the studied taxa is given in Fig. 2.

Following the traditionally accepted correspondence between cusps in Dendromurinae and Murinae, the terminology of Miller (1912) is used. Consequently, the unique lingual cusp in Dendromurinae is a t4, the two lingual ones in Murinae are respectively, t1 and t4, and a cusp t7 can be present posteriorly. Similarly, on the antero-labial side of upper M2 and M3, the cusp which can be present is a t3. These homologies are challenged according to our results and they will be discussed.

Characters and character states are defined as follows:

1. Antero-internal region on upper M2/: loph (0,0); cusp t1 (0,1), nothing (1,0). The absence of t1 on M2/ of Dendromurinae is shared with *Delanymys*, *Petromyscus*. This cusp is generally absent in Cricetomyinae but in many cases there is a small cingular inflation at its place. A loph is a primitive state and derived states are independently acquired.
2. Antero-external region on upper M2/: loph (0,0); cusp (t3) (0,1), nothing (1,0). The presence of a t3 on the upper M2/ is not a constant character in Dendromurinae defined here as including eight genera. This cusp is always observed in *Steatomys*, *Dendromus*, *Malacothrix*, *Megadendromus* and *Prionomys*. For the other genera there is either a cingular crest in the place of t3 (*Dendroprionomys*, *Deomys*) or no cusp nor crest in *Leimacomys* (known only by a unique skull). The presence of a t3 on M2/ is shared by *Petromyscus*, *Delanymys*, *Cricetomys*, *Beamys*, *Saccostomus*. In *Mystromys* there is no cusp in the place of a t3 on M2/, only a remain of a central longitudinal crest as in other Cricetinae. There is a t3 in *Acomys*, *Uranomys*, *Lophuromys* as well as in all unquestionable Murinae. In all the latter taxa a t3 is always associated with a t1 on M2/. Derived states are independently acquired.
3. Antero-internal region on upper M3/: loph (0,0); cusp "(t1?)" (0,1), nothing (1,0). Derived states are independently acquired.
4. Antero-external region on upper M3/: loph (0,0); cusp "(t3?)" (0,1), nothing (1,0). The presence of a t3 on the upper M3/ is not a constant character of the Dendromurinae. It has been seen on *Steatomys*, *Dendromus*, *Malacothrix*, *Megadendromus*, but on more derived molars patterns like in *Deomys*, *Dendroprionomys*, *Prionomys* or *Leimacomys* it is not visible. The presence of a t3 on upper M3/ is shared with *Petromyscus*, *Delanymys*, Cricetomyinae, *Acomys*, *Uranomys*, some *Lophuromys* (but not all), many Murinae (Denys & Michaux 1992). In true Murinae when present, cusp t3 on M3/ is always associated with a t1. On the contrary in Dendromurinae and Petromyscinae, as well as in *Acomys*, *Uranomys*, and *Lophuromys*, cusp t3 is present while cusp t1 is absent.
5. Cusp t1 on upper M1/: absent (0), present (1). The absence of t1 on M1/ is a primitive feature and cannot be used as a diagnostic criteria. Dendromurinae, Cricetomyinae, Gerbillinae, *Petromyscus*, *Delanymys* and *Mystromys* exhibit this primitive state.

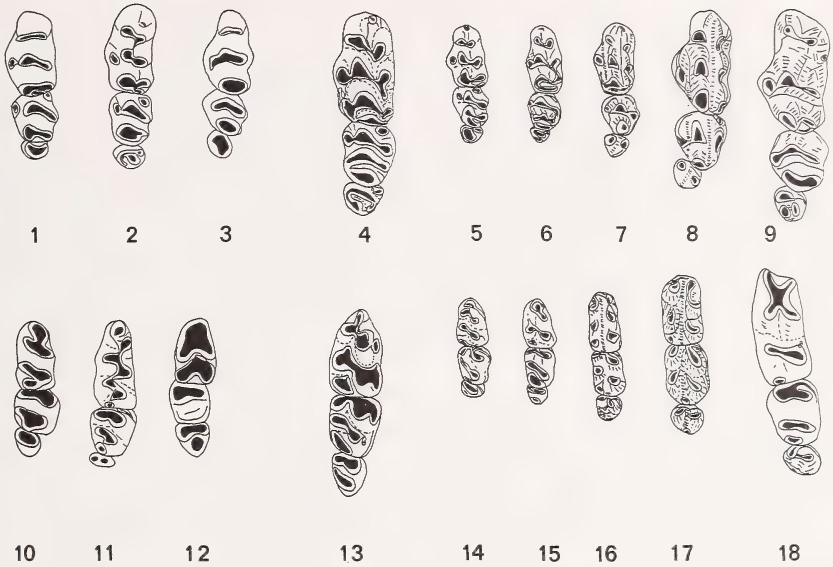


Fig. 2: Dental morphology of the eight Dendromurinae genera. Upper molar rows (1 to 9), lower molar raws (10 to 19) (x). 1,10: *Steatomys pratensis*, SAM — ZM 14401; 2,11: *Malacothrix typica*, SAM — ZM 17090; 3,12: *Leimacomys boettneri*, holotype, ZMB — 6856 for specimen figured in 3) 4,13: *Megadendromus nikolausi*, holotype, SMNS — 23982; 5: *Dendromus melanotis*, MNHN — 1962 — 1167; 14: SAM — ZM 15084; 6,15: *Dendromus mesomelas*, MNHN — 1983 — 217; 7,16: *Dendroprionomys rousseloti*, MNHN — 1949 — 17; 8,17: *Prionomys batesi*, MNHN — 1967 — 1593; 9,18: *Deomys ferrugineus*, MNHN — 1983 — 293.

6. Cusp t4 on upper M1—2/: absent (0); present (1). The presence of a cusp in position of a t4 on M1—2/ is clearly a constant for Dendromurinae, but this feature is shared with Cricetomyinae, Petromyscinae, Murinae including the questionable ones as *Acomys*, *Uranomys*, and *Lophuromys*. There is no t4 in *Mystromys* and Gerbillinae.

7. Cusp t7 on upper M1/: absent (0); present (1). The shape of t7 on upper M1/ is highly variable. It may be longitudinally extended and crestiform as in some *Dendromus* species or a tiny cusp as in *Dendroprionomys*, or else a large one as in *Megadendromus*. T7 is found in all Cricetomyinae and some Murinae (including some *Acomys* species (Petter 1983) and in some *Lophuromys* species (Dieterlen 1976b). As t7 is observed in many modern and fossil Muroidea, it could have no phylogenetic meaning because of parallel evolution.

8. Anteroconid on lower M/1: unicuspidate (0), bicuspidate (1). In most Dendromurinae genera, the anteroconid is unicuspidate except in *Dendroprionomys*, *Prionomys*, and *Deomys*. The lower molars of the single specimen of *Leimacomys* are very worn and it is not possible to recognize the state of this character (one or two cusps) in this taxon. For *Malacothrix*, the very elongated M/1 shows two very alternating anterior cusps linked by a well marked longitudinal crest. On very young molars of *Mystromys* this anteroconid can be constituted of two cusps but in general it is unicuspidate as in *Petromyscus* and *Delanymys*, *Uranomys*. A bicuspidate prelobe is a rule for Murinae and also for *Acomys* and *Lophuromys*. Some tropical Gerbillinae like *Tatera* have a bicuspidate anteroconid.

9. Anterior mure on upper M1/: present (0); absent (1). The anterior mure is found on M1/ in *Petromyscus* and *Delanymys*. *Malacothrix* shows some reminiscence of anterior mure.

Table 2: Taxon and character (morphological) matrix used for phylogenetic analyses. See text for definition of character states.

Characters	1		2		3		4		5	6	7	8	9	10	11	12		13		14		15	16	17	18		19		20
Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
Dendromus	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0
Steatomys	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
Malacothrix	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
Megadendromus	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	?
Leimacomys	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	?	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0
Dendroprionomys	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Prionomys	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Deomys	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1
Cricetomyinae	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Gerbillus	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Tatera	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0
Acomys	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lophuromys	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Murinae	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Petromyscus	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Mystromys	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Macrotarsomys	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

10. Posterior mure on upper M1/: present (0); absent (1). There is no posterior mure in living dendromurines as well as in Miocene Dendromurinae (according to Lindsay 1988). There is a trace of a connection or even a marked connection in *Petromyscus*, *Delanymys*, *Mystromys* and some Gerbillinae. Though in the case of Gerbillinae, it has been argued that it is a neoformation (Tong 1989), it is here considered as a primitive state.

11. Cusp on external border in place of a Cv5 (terminology of Misonne 1969) in lower M/1: absent (0), present (1). The Cv5 is present in nearly all Dendromurinae genera despite its great variability.

12. Posterior cingulum on M1/: short crest (0,0), long crest or round and isolated cusp (0,1); absent (1,0). In some Dendromurinae there is a long posterior cingulum and the valley between the cingulum and cusps t8 and t9 is rather wide and long. The resulting structure has been named fovea by Jaeger et al. (1985) and it is found more or less developed in *Dendromus*, *Megadendromus*, *Dendroprionomys*. A fovea is also present in some *Saccostomus*, *Cricetomys*, *Beamys*. In *Malacothrix*, *Deomys* and some *Steatomys* there is a posterior cingular cusp, like in most Murinae. In *Delanymys*, *Petromyscus*, and *Mystromys*, the posterior part of the tooth is composed of hypocone and metacone and there is no posterior cingulum.

13. Longitudinal groove on upper molars: weak groove (0,0), no groove (1,0), deep groove (0,1). In Dendromurinae, the main cusps, except cusp t4, are arranged in two longitudinal rows. Main cusps are also transversally linked together by crests or they are fused in transverse laminae as in *Steatomys*, *Leimacomys* and *Malacothrix*. In the latter genera there is consequently no groove separating the two longitudinal rows of cusps. On the contrary the rows of cusps are separated by a longitudinal groove in the other genera. In *Deomys*, *Dendromus*, *Megadendromus*, transverse crests between central and external cusps are still present and cross the longitudinal groove which is not regularly deep. The groove is deep and continuous in *Dendroprionomys* and very deep in *Prionomys* were the cusps are no more transversally linked together. The latter three groups of genera illustrate a gradient that could correspond to an adaptation toward a purely insectivorous diet. Such a character of the occlusal surface — weak groove — is also exhibited by many Murinae as main cusps are arranged in longitudinal rows and transversally linked together.

14. Antero-external region of lower M/2: loph (0,0); cusp (0,1), nothing (1,0). On lower M/2, the antero-labial cingulum crest, which is present in nearly all Dendromurinae, is nevertheless unequally developed as in some Murinae and also in *Acomys*, *Uranomys*, *Lophuromys*. This crest is absent in Gerbillinae but is found well developed in *Delanymys*, *Petromyscus*, *Macrotarsomys*, *Mystromys*.

15. Tail length: shorter (0), longer than head and body length (1).

16. Length of incisor foramina: short or ending before anterior root of upper M1/ (0), long or ending between the lingual roots of the M2/ (1).

17. Upper dental rows: parallel (0) or divergent (1).

18. Upper incisors: ungrooved (0,0), with a weak groove (1,0), with a deep groove (1,1).

19. Arrangement of the upper incisors: opisthodont (0,0); orthodont (1,0); proodont (1,1).

Table 3: Relative length in percent of the total molar row of upper and lower molars in different muroid Rodents.

Genus	LM1/	LM2/	LM3/	LM1/	LM2/	LM3/
Dendromus	57.8	30.7	11.3	47.3	36.3	14.9
Dendroprionomys	52.6	30.8	16.2	47.8	33	18.8
Deomys	57.6	28.8	14.4	55.8	29.7	14.1
Leimacomys	57.7	27.3	17.5	47.8	28.9	23.3
Malacothrix	55.7	30.9	13.7	61.3	30.5	8.9
Megadendromus	55.7	30.5	16.2	47.1	31.9	21.5
Prionomys	57.7	35	12.6	44.6	37.8	17.9
Steatomys	55.9	30.2	14.2	53.8	34.8	11.5
Gerbillinae	50.7	31.9	18.5	53.8	34	12
Delanymys	45.9	33.7	22.5	38.6	34.3	26.8
Petromyscus	50.8	32.4	17.3	44.4	35	20.6
Mystromys	51.1	31.7	18.6	45	33.6	22.2
Lophuromys	54.4	30.9	16.1	49.8	28.8	16.1

20. Outline of the infraorbital foramen: elongated (0), round (1).

Other features not included in the matrix are here mentioned.

The prelobe of the upper M1/ is clearly bilobated in *Dendromus*, *Dendroprionomys*, *Prionomys*, *Megadendromus*, *Malacothrix*, but not so clearly in *Steatomys*; the prelobe is unilobated in *Delanymys*, *Petromyscus*, in worn teeth of *Mystromys*, as well as in some Gerbillidae.

The posterior cingulum, generally small on M/1, is located in the interno-posterior corner of the tooth except in *Dendroprionomys*, *Prionomys*, *Malacothrix* where it is situated in the middle of the posterior wall of the tooth. The first disposition is also observed for *Delanymys*, *Petromyscus*, *Mystromys* in which the posterior cingulum is not round and isolated like in Dendromurinae, Cricetomyinae, Murinae, but related to the postero-labial cusp and in the prolongation of the longitudinal crest. In *Leimacomys* no posterior cingulum is seen.

Generally cited as a discriminating character, the reduction of the M3/3 has never been quantified. Table 3 indicates that if the maximum of reduction is found in *Dendromus* or *Malacothrix*, the reduction of the molars is less important in *Steatomys*, *Deomys*, and especially in *Megadendromus*. As a rule, the M3/3 of Dendromurinae are more reduced than those of *Delanymys*, *Petromyscus* or *Mystromys*, and all Murinae except for *Nannomys*. There are also some differences in the proportions of the molars between Dendromurinae and true Murinae.

On lower M/1, the anterior mure is present in nearly all dendromurines except *Dendroprionomys*. The latter character is found also in Cricetomyinae, most of the Murinae, *Delanymys*, *Petromyscus*, *Mystromys*. The posterior mure is absent in Dendromurinae, while it is found in *Petromyscus*, *Delanymys*, *Mystromys* and some Gerbillinae.

The shape of cusp t4 on upper M1—2/ (as expressed in Denys et al. 1992) is peculiar in Dendromurinae where it is generally a low cusp, weakly related to the t5, sometimes elongated longitudinally and crestiform (some *Steatomys*, *Leimacomys*, *Dendromus*, *Megadendromus*). In fossil *Acomys* (Denys 1990) from Langebaanweg, the t4 of some specimens is very low and isolated from the t5. Petter (1967) has discussed the homology of the t4 of Petromyscinae and concluded to a different origin than to Dendromurinae. By the fact in genus *Petromyscus* the t4 is never isolated from the t5. T4 is as high as t5.

Results

Analyses of the morphological characters

The matrix of character states (Table 2) has been used to test the monophyly of the Dendromurinae when different outgroups are considered. A parsimony analysis using PAUP version 3.1 (Swofford 1993) yields two equally parsimonious trees one of which (Consistency index of 0,819) being illustrated in Fig. 3. A first monophyletic group of dendromurines includes *Dendromus*, *Steatomys*, *Malacothrix*, and *Megadendromus*. The other genera of Dendromurinae are separated and linked with other Muroidea. *Prionomys* and *Dendroprionomys* cluster with Muridae and *Acomys*, *Lophuromys*, and *Deomys* is the sister group of this latter cluster. The last dendromurine, *Leimacomys*, is grouped with Gerbillinae (*Gerbillus*, *Tatera*) and *Mystromys*, a genus traditionally attributed to Cricetinae incertae sedis (Carleton & Musser 1984). *Petromyscus*, considered by some authors as a Dendromurinae, is here the sister group of an assemblage including Cricetomyinae, Murinae, Dendromurinae at the exclusion of *Leimacomys*, *Acomys*, and *Lophuromys*. Hence, *Petromyscus* is not related to Gerbillinae and *Mystromys*. There are two branchings of *Macrotarsomys*: it is either the sister group of all the previously listed taxa or it is on an independent branch of a polytomy, as distant from Gerbillinae, *Mystromys* and *Leimacomys* as from the other remaining taxa.

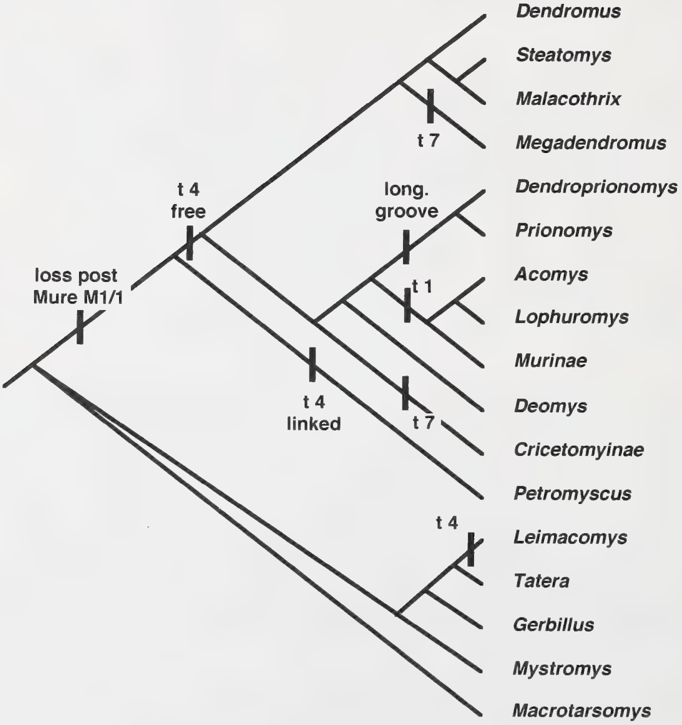

Dendromus
Steatomys
Malacothrix
Megadendromus
Dendroprionomys
Prionomys
Acomys
Lophuromys
Murinae
Deomys
Cricetomyinae
Petromyscus
Leimacomys
Tatera
Gerbillus
Mystromys
Macrotarsomys
t 7
t 4
free
long.
groove
loss post
Mure M1/1
t 1
t 4
linked
t 7
t 4

Fig. 3: One of the two most parsimonious trees derived from the characters states matrix of Table 2. The other tree differs by the relative position of *Macrotarsomys* (see text for further details).

Comparison between molecular and morphological trees

Molecular data obtained from DNA-DNA hybridization experiments are available for eight muroid taxa, among which two of the eight recognized Dendromurinae (*Deomys* and *Steatomys*). The general methodology and data treatments are explained in Chevret et al. (1993). Six genera were radioactively labelled: *Acomys*, *Lophuromys*, *Gerbillus*, *Mus*, *Arvicanthis* and *Cricetomys* (no Dendromurinae could be used as tracer because not enough DNA material was available). The results of the DNA-DNA hybridization experiments expressed in delta Tm values (°C), are presented in Table 4, with the corresponding % nucleotide substitutions and datings of the different dichotomies of the tree in Figure 4. As we did not get a complete matrix of data, this tree was constructed through a simple UPGMA clustering, assuming a near-equality of rates of DNA change, an assumption which holds for murid rodents (Chevret et al. 1993). The % nucleotide substitutions estimates were calibrated with the geological time by the use of the age of the *Mus/Rattus* dichotomy estimated at ca 10 Ma (Jacobs & Pilbeam 1980; Jaeger et al. 1986), with a molecular clock hypothesis. The datings older than ca. 12 Ma must be considered as under-estimates due to saturation effects and experimental constraints. *Deomys* forms a monophyletic group with *Acomys* and *Lophuromys* and their closest relative would be *Gerbillus*. On the contrary *Cricetomys* and *Steatomys* form another separate group.

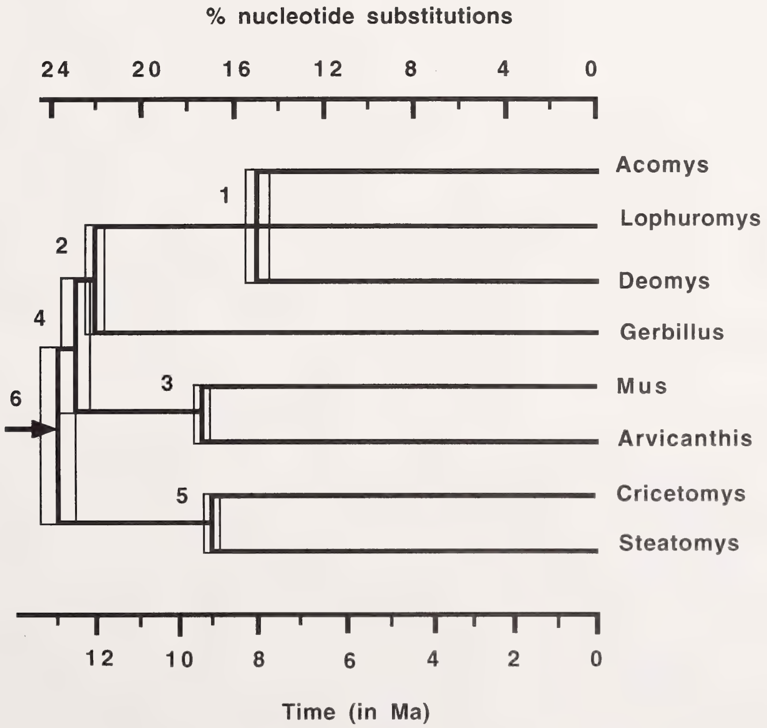


Fig. 4: Molecular tree reconstructed from delta-Tm distances of Table 4.

Table 4: DNA-DNA hybridization experiments: Delta-Tm values (in °C: average ± standard-deviation; n: number of experiments), % nucleotide substitutions estimates, and datings of each dichotomy (in million years: Ma) derived from the molecular clock concept.

	Node in Figure 4	Delta-Tm (°C)	% subst. nucl.	Time (Ma)
1)	*Acomys / Lophuromys / Deomys*	11.6 ±0.4 (N = 9)	15.1	8.0
2)	*Gerbillus / Acomys* et al.	16.4 ±0.2 (N = 14)	22.3	>11.9
3)	*Mus / Arvicanthis*	13.2 ±0.2 (N = 6)	17.5	9.3
4)	Murinae / *Gerbillus* + *Acomys* et al.	16.9 ±0.3 (N = 33)	23.1	>12.3
5)	*Cricetomys / Steatomys*	12.8 ±0.2 (N = 3)	16.9	9
6)	*Cricetomys* + *Steatomys* / other taxa	17.2 ±0.3 (N = 35)	23.7	>12.6
	reference *Mus* & *Arvicanthis* / *Rattus*	14.1 ±0.6 (N = 10)	18.8	10

In a second step, a parsimony analysis of morphological variations has been conducted for only those taxa involved in the molecular approach. The two Murinae, *Mus* and *Arvicanthis*, which are similar in the matrix of Table 2, have not been treated separately but replaced by a taxon Murinae. The molecular tree (Fig. 5A) is compared with the two most parsimonious trees obtained with morphological data (Fig. 5B and C). The two latter differ from the molecular tree and show that *Cricetomys* and *Steatomys* do not cluster in a monophyletic group as in the molecular tree. The striking difference with the molecular tree concerns the position of *Acomys* and *Lophuromys* versus *Gerbillus*, as morphological data bring *Acomys* and *Lophuromys* closer to Murinae than to *Gerbillus* (Denys et al. 1992). In the morphological trees, *Deomys* is not the closest relative of *Acomys* and *Lophuromys.* Nevertheless, an important fact is that the molecular and morphological trees are in agreement for the status of the two Dendromurinae: they do not cluster in a monophyletic group.

Discussion

No synapomorphy defines a monophyletic clade Dendromurinae on the basis of the morphological characters we have used. At least dendromurines seem to be divided into four independent groups: first, *Dendromus*, *Steatomys*, *Malacothrix*, and *Megadendromus*, second, *Dendroprionomys* and *Prionomys*, third, *Deomys*, and fourth, *Leimacomys*. Results of DNA-DNA hybridization experiments, although restricted to a small assemblage of selected taxa, also suggest the paraphyly of Dendromurinae. Both analyses confirm the suspicions of Rosevear (1969) and Carleton & Musser (1984) concerning the validity of the monophyly of Dendromurinae.

Molecular and morphological data underline the peculiar systematic position of *Deomys*. *Deomys* was placed by Ellerman (1941; p. 316) in the subfamily Deomyinae on the basis of its skull characters (zygomatic plate abnormally narrowed and com-

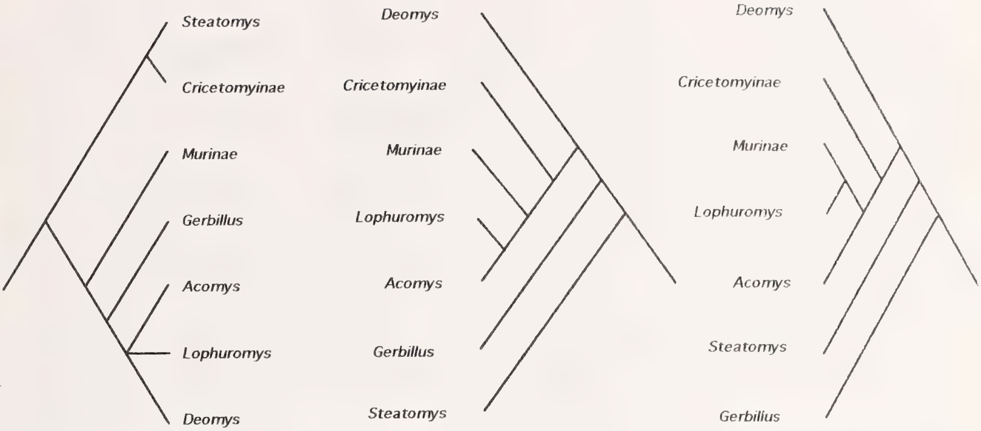


Fig. 5: Comparison of the molecular tree (A) with the two most parsimonious morphological trees (B, C) for the subset of taxa studied by both approaches.

pletely beneath the infraorbital foramen, infraorbital foramen nearly as wide as high, not narrowed below). This original skull morphology has perhaps not a phylogenetical value because *Deomys* is known for its dominant insectivorous diet, eating specially millipedes, termites, worms (Genest-Villard 1980) and this could explain the development of a peculiar masticator myology adaptation to such a diet.

The grouping of *Lophuromys* and *Acomys* with *Deomys* suggested by DNA-DNA hybridization experiments is not supported by dental morphology (Fig. 6). By the fact *Acomys* and *Lophuromys* have upper M1—2 with a typical murine morphology that is not the case of *Deomys* which lacks t1 on M1—2. Lower molars of *Deomys* show a more murine pattern with a bicuspidate anteroconid and a cv5 on lower M1. Both genera have reduced M3/3 (Table 3). *Lophuromys* and *Deomys* have relatively similar M3/ which exhibit, despite a high variability, a bicuspidate anterior lobe and one or two cusps on the posterior one (Denys & Michaux 1992).

These morphological arguments against a grouping of *Lophuromys* with *Deomys* are based on two traditional hypotheses: homology between cusps which consequently implies a unique development of lingual cusps on upper molars (following Lavocat 1967 and Petter 1966a). Careful reexaminations of modern (Petter 1967) and fossil (Jaeger 1977) Muroidae material more oftenly lead to the suggestion that these lingual cusps could have appeared at several occasions, and in this case the lingual cusps named t1, t4 and t7 might not be homologous between Murinae and other taxa. For example, in order to explain the molecular results excluding *Acomys*, *Uranomys* and *Lophuromys* from Murinae (Chevret et al. 1993), it has been suggested that the t4 and the t1 could have appeared independently at least two times, namely in the ancestral segment leading to the Murinae sensu stricto and in the direct ancestor of *Acomys*, *Lophuromys* and *Uranomys*. Several fossil Myocricetodontinae also illustrate a parallel acquisition of a lingual cusp (Jaeger 1977). The observed polyphyly of Dendromurinae could result from a parallel acquisition, in different

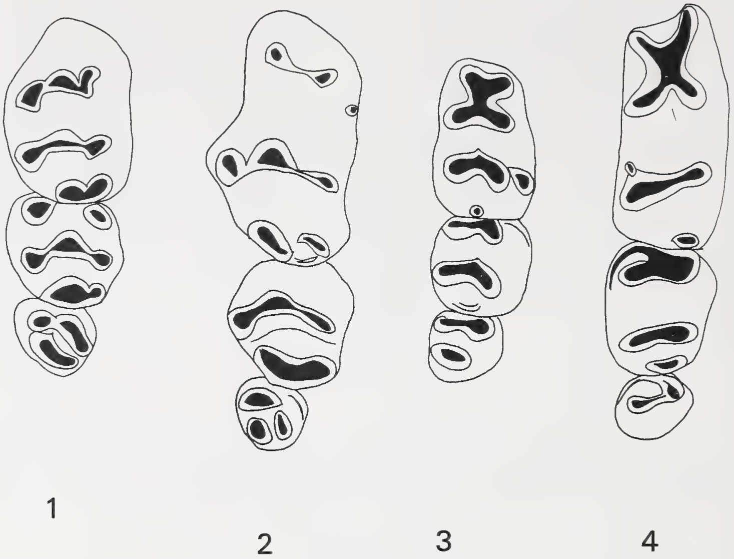


Fig. 6: Comparison of dental patterns of *Lophuromys cinereus* (1,3: type specimen, SMNS 18046) and *Deomys ferrugineus* (2,4: MNHN 1983-233).

lineages, of a centro-internal cusp (t4) from different primitive muroid ancestors. Indeed, many of the characters of Dendromurinae are shared with Petromyscinae, Delanymyinae, Cricetomyinae, and even some Murinae of controversial position (*Acomys*, *Uranomys*, *Lophuromys*) (cf. Tab. 2).

The parsimony analysis indicates that the sister-taxon of *Leimacomys* is *Tatera* and that it belongs to a monophyletic group including *Gerbillus* and *Mystromys* (Fig. 3). The main reason for this clade is the absence in all these taxa of some cusps (absence of Cv5 on lower M/1—2, absence of t1 and t3 on upper M2—3/) found in all other Dendromurinae and Murinae. Nevertheless, *Leimacomys* do not show any sign of longitudinal crest nor any of the external or cranial characters of the Gerbillinae (Denys 1993). In opposition with *Mystromys* and the Gerbillinae, *Leimacomys* has a t4. The morphological cladogram illustrated by Figure 3 implies the appearance of t4 at least two times, one time in the ancestor of a large cluster including Cricetomyinae, *Deomys*, Murinae, *Acomys*- *Lophuromys* and six genera of Dendromurinae and in the other time, in a lineage to which belong Gerbillinae, *Mystromys*, and *Leimacomys*.

A remark can be made here concerning the position of *Mystromys*. Considered until present as a Cricetinae incertae sedis (Ellerman 1941; Carleton & Musser 1984; Denys 1991), it clusters here with Gerbillinae rather than with Murinae. According to DNA-DNA hybridization data of Rice (1974), *Mystromys* is as distant from true Murinae as from true Cricetinae. It is probable that *Mystromys* derives from an African Early Miocene radiation.

Dendroprionomys and *Prionomys* represent two stages of a very peculiar trend, that is the development of deep grooves separating the longitudinal rows of very high cusps, a pattern which could be an adaptation to an insectivorous diet. By the fact, Petter (1966b) has shown that *Prionomys* eats exclusively ants. This trend is also found but to a lesser degree in *Deomys* whose diet is less insectivorous (Genest-Villard 1980).

Steatomys and *Malacothrix* which have very different dental patterns nevertheless group together, and this is due to their common external and skull features perhaps in relation with their terrestrial way of life. Indeed, to the contrary of other Dendromurinae, both genera are terrestrial (short feet, tail shorter than head and body length). Both taxa are also different from other Dendromurinae in showing an opposite trend in dental pattern, i. e. the absence of longitudinal groove. *Malacothrix* is known to be purely granivorous and the longitudinal crest may be a secondary adaptation in this case.

Megadendromus derives clearly from *Dendromus* by acquisition of a very derived dental pattern and for its external and skull characters it looks like a giant *Dendromus* (Dieterlen & Rupp 1978). The acquisition of a t7 and of a longitudinal crest posterior to the t6 mimics the stephanodonty in Murinae (Schaub 1938; Michaux 1971; Jaeger 1983).

Conclusion

The analyses of skull and dental characters of the eight genera traditionally attributed to Dendromurinae give for the first time the extent of the morphological variability existing among this supposed monophyletic subfamily. Our data clearly suggest that Dendromurinae is not monophyletic and that the different genera belong at least to four lineages, with a parallel evolution of some morphological traits.

A first group made of *Dendromus*, *Malacothrix*, *Steatomys* and *Megadendromus*, is very consistent in all analyses and is probably monophyletic. A second group comprises *Prionomys* and *Dendroprionomys*. *Deomys* is an isolated lineage as well as *Leimacomys*. *Deomys* appears to be the sister group of *Acomys*, *Uranomys* and *Lophuromys*. In the present study, *Leimacomys* is related to Gerbillinae and to *Mystromys*.

The Dendromurinae as classically defined are the grouping of different lineages whose roots have to be traced back into at least Middle Miocene times, a time interval during which differentiated Muridae with neoformated lingual cusps (Jacobs 1978; Lavocat 1967; Lindsay 1988; Wessels et al. 1982). As fossils are only composed of dental remains and very rarely of skulls, fossil teeth will be very difficult to interpret as members of one or the other lineages recognized today because of parallel evolution in molars. Potential ancestors of the *Deomys-Acomys* lineage will be equally difficult to recognize. The dental criteria advocated by Lindsay (1988) — the presence of an enterostyle (t4) — is no longer reliable to identify Asiatic Miocene forms as members of the traditional Dendromurinae.

Despite some discrepancies between the phylogenetic interpretations of morphological and molecular data, both analyses agree on the fact that Dendromurinae are not monophyletic. This implies that Dendromurinae do not constitute a natural taxon independently of the question of their rank in the classification of the Muroidea.

Acknowledgements

The authors are indebted to the different curators of mammals who have allowed loans of specimens or offered facilities to see some: Dr. Erard, Dr. Granjon, Dr. Tranier, Jacques Cuisin (MNHN, Paris), Dr. Angermann (ZMB, Berlin), Dr. Hutterer (ZFMK, Bonn), Dr. Dieterlen (SMNS, Stuttgart), Paula Jenkins (BMNH) London), Dr. Demeter (Hungarian Science Academy, Budapest), Dr. Van der Straeten (RUCA University, Anvers), Dr. Van Neer (Mus. Roy. Tervuren), Dr. Bates and Harrison (HZM, Sevenoaks) and Dr. Bronner (TM, Pretoria). This work has heen financed by URA 327 of the French C. N. R. S. and a specific action from the MNHN, Paris. This is contribution 1994—099 of the Institut des Sciences de l'Evolution (URA 327 C. N. R. S.), Montpellier.

Zusammenfassung

Alle acht bekannten Gattungen der Dendromurinae wurden erstmals vergleichend-morphologisch analysiert, mit Schwergewicht auf Merkmalen der Bezahnung. Die Ergebnisse werden im Vergleich mit anderen afrikanischen Muridae diskutiert. Das Taxon „Dendromurinae" ist offensichtlich paraphyletisch und beinhaltet möglicherweise vier unabhängige Entwicklungslinien. Die erste umfaßt *Dendromus*, *Steatomys*, *Malacothrix* und *Megadendromus*; eine zweite *Prionomys* und *Dendroprionomys*. Eine dritte und vierte Einheit bilden *Deomys* und *Leimacomys*; letztere Gattung gruppiert nächst einigen Vertretern der Gerbillinae (*Gerbillus*, *Tatera*). Zwei Gattungen (*Deomys*, *Steatomys*) wurden mit der DNA-DNA Hybridisierungstechnik untersucht; die Resultate stützen insoweit die morphologischen Ergebnisse, als beide Gattungen keine monophyletische Gruppe bilden. Der Status des Taxon „Dendromurinae" muß revidiert werden.

References

Allen, G. M. (1939): A checklist of African Mammals. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 83: 1—763.

Alston, E. R. (1876): On the classification of the order Glires. — Proc Zool. Soc., London: 61—98.

Arata, A. A. (1967): Murid, Gliroid and Dipodoid rodents. — In: Anderson, S. & K. Jones, eds., Recent mammals of the World. Ronald Press, New York. pp. 226—253.

Bohman, L. (1942): Die Gattung *Dendromus* A. Smith. — Zool. Anz., Leipzig 139: 33—53.

Carleton, M. D. & G. G. Musser (1984): Muroid rodents. — In: Anderson, S. & K. Jones eds., Orders and families of recent mammals of the World. John Wiley & Sons Inc. pp. 289—379.

Chaline, J., P. Mein & F. Petter (1977): Les grandes lignes d'une classification évolutive des Muroidea. — Mammalia 41: 245—253.

Chevret, P., C. Denys, J.-J. Jaeger, J. Michaux & F. M. Catzeflis (1993): Molecular evidence that the spiny mouse (*Acomys*) is more closely related to gerbils (Gerbillinae) than to true mice (Murinae). — Proc. Natl Acad. Sci. USA 90: 3433—3436.

Demeter, A. & G. Topal (1982): Ethiopian mammals in the Hungarian natural History Museum. — Annl. hist.-nat. Mus. natn. hung. 74: 331—349.

Denys, C. (1990): The oldest *Acomys* (Rodentia Mammalia) from the lower Pliocene of South Africa and the problem of its murid affinities. — Palaeontographica Ser. A, 210: 79—91.

Denys, C. (1991): Un nouveau rongeur *Mystromys pocockei* sp. nov. (Cricetinae) du Pliocène inférieur de Langebaanweg (Région du Cap, Afrique du Sud). — C. R. Acad. Sc., Paris 313: 1335—1341.

Denys, C. (1993): Réexamen de la dentition de *Leimacomys buettneri* (Mammalia Rodentia). Hypothèses sur sa position systématique. — Mammalia 57, 4: 613—618.

Denys, C. & J. Michaux (1992): La troisième molaire supérieure chez les Muridae d'Afrique tropicale et le cas des genres *Acomys, Uranomys* et *Lophuromys.* — Bonn. zool. Beitr. 43: 367—382.

Denys, C., J. Michaux, F. Petter, J. P. Aguilar & J. J. Jaeger (1992): Molar morphology as clue for phylogenetic assignation of *Acomys* to the Murinae (Mammalia, Rodentia). — Isr. J. Zool. 38: 253—262.

Dieterlen, F. (1971): Beiträge zur Systematik, Ökologie und Biologie der Gattung *Dendromus* (Dendromurinae, Cricetidae, Rodentia), insbesondere ihrer zentralafrikanischen Formen. — Säugetierk. Mitt. 19: 97—132.

Dieterlen, F. (1976a): Bemerkungen über *Leimacomys buettneri* Matschie, 1893 (Dendromurinae, Cricetidae Rodentia). — Säugetierk. Mitt. 24: 224—228.

Dieterlen, F. (1976b): Die afrikanische Muridengattung *Lophuromys* Peters, 1874: Vergleiche an Hand neuer Daten zur Morphologie, Ökologie und Biologie. — Stuttgarter Beitr. Naturkde., Ser. A, 285: 1—96.

Dieterlen, F. & H. Rupp (1978): *Megadendromus nikolausi*, Gen. nov., sp. nov. (Dendromurinae; Rodentia), ein neuer Nager aus Äthiopien. — Z. Säugetierk. 43: 129—143.

Dollman, G. (1910): Two new African mammals. — Ann. Mag. Nat. Hist, Ser. 8, 6: 226—230.

Ellerman, J. R. (1940—1941): The families and genera of living rodents. — Br. Mus. (Nat. Hist.), London, xii, 690 p.

Genest-Villard, H. (1980): Régime alimentaire des rongeurs myomorphes de forêt équatoriale (région de M'Baiki, République Centrafricaine). — Mammalia 44: 423—484.

Jacobs, L. L. (1978): Fossil rodents (Rhizomyidae & Muridae) from Neogene Siwalik deposits Pakistan. — Mus. Northern Arizona Press., Bull. Ser. 52: i—xi, 1—103.

Jacobs, L. L. & D. Pilbeam (1980): Of mice and men: fossil-based divergence dates and molecular "clocks". — J. Human Evol. 9: 551—555.

Jaeger, J. J. (1977): Les rongeurs (Rodentia, Mammalia) de Beni-Mellal. — Palaeovertebrata 7: 91—125.

Jaeger, J. J. (1983): Equilibres ponctués et gradualisme phylétique: un faux débat? — In: Modalités, rythmes, et mécanismes de l'évolution biologique. Colloques internationaux du C. N. R. S., no 330: 145—153.

Jaeger, J. J., H. Tong, E. Buffetaut & R. Invagat (1985): The first fossil rodents from the Miocene of northern Thailand and their bearing on the problem of the origin of the Muridae. — Rev. Paléobiologie 4: 1—7.

Jaeger, J. J., H. Tong & C. Denys (1986): Age de la divergence *Mus-Rattus*: comparaison des données paléontologiques et moléculaires. — C. R. Acad. Sc., Paris 302: 917—922.

Jukes, T. H. & C. R. Cantor (1969): Evolution of protein molecules. — In: Muro H. N. ed.: Mammalian Protein Metabolism. Academic Press, New York: 21—132.

Kingdon, J. (1974): East African Mammals, 2B (Hares and Rodents). — Academic Press, London and New York.

Lavocat, R. (1959): Origine et affinités des rongeurs de la sous-famille des Dendromurinés. — C. R. Acad. Sc., Paris 248: 1375—1377.

Lavocat, R. (1964): On the systematic affinities of the genus *Delanymys* Hayman. — Proc. Linn. Soc. London 175: 183—185.

Lavocat, R. (1967): A propos de la dentition des rongeurs et du problème de l'origine des Muridés. — Mammalia 31: 205—216.

Lindsay, E. H. (1988): Cricetid rodents from Siwalik deposits near Chinji village. Part I: Megacricetodontinae, Myocricetodontinae and Dendromurinae. — Palaeovertebrata 18: 95—154.

Meester, J. A., I. L. Rautenbach & C. M. Baker (1986): Classification of southern African Mammals. — Transvaal Mus. Monogr. 5: 1—359.

Mein, P. & M. Freudenthal (1971): Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire d'Europe. — Scripta Geologica 2: 1—37.

Michaux, J. (1971): Muridae (Rodentia) néogènes d'Europe sud-occidentale Evolution et rapports avec les formes actuelles. — Paléobiologie continentale 2: 1—67.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of western Europe (Europe exclusive of Russia) in the collection of the British Museum. — London: British Museum (Nat. Hist.), 1019 p.

Misonne, X. (1969): African and Indo-Australian Muridae. Evolutionary trends. — Annls Mus. r. Afr. cent., Sci. Zool. B172B: 1—219.

Misonne, X. (1974): Order Rodentia. — In: Meester, J. & H. W. Setzer: The Mammals of Africa: an identification manual, Part 6, 1—39. Smithsonian Institution press.

Musser, G. G. (1981): Results of the Archbold Expeditions. No 105. Note on the systematics of Indo-Malayan Murid rodents, and description of new genera and species from Ceylon, Sulawesi and the Philippines. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 168: 225—334.

Musser, G. G. & M. D. Carleton (1993): Family Muridae. — In: Wilson, D. E. & D. A. Reeder: Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference, 501—755. Second edition. Smithsonian Institution press.

Petter, F. (1964): Affinités du genre *Cricetomys.* Une nouvelle sous-famille de rongeurs Cricetidae, les Cricetomyinae. — C. R. Acad. Sci. Paris 258: 6516—6518.

Petter, F. (1966a): *Dendroprionomys rousseloti* gen. nov., sp. nov. Rongeur nouveau du Congo (Cricetidae, Dendromurinae). — Mammalia 30: 129—137.

Petter, F. (1966b): L'origine des Muridés, plan cricétin et plans murins. — Mammalia 30: 205—225.

Petter, F. (1967): Particularités dentaires des Petromyscinae Roberts 1951 (Rongeurs, Cricétidés). — Mammalia 31: 217—224.

Petter, F. (1983): Eléments d'une révision des *Acomys* africains. Un sous-genre nouveau, *Peracomys* Petter et Roche 1981 (Rongeurs, Muridés). — Annls. Mus. r. Afr. cent., Sci. Zool. 237: 109—119.

Rice, N. R. (1974): Single-copy DNA relatedness among several species of the Cricetidae (Rodentia). — Carnegie Institute Washington Yearbook 73: 1098—1102.

Roberts, A. (1951): Mammals of South Africa. — Central News Agency, Johannesbourg.

Rosevear, D. R. (1969): Rodents of West Africa. — London: British Museum (Nat. Hist.).

Schaub, S. (1938): Tertiäre und Quartertäre Murinae. — Abh. schweiz. paläont. Ges. Basel 61: 1—39.

Schlitter, D. A. (1989): African Rodents of special concern: a preliminary assessment. — In: Lidicker, W. Z. Jr.: Rodents: a world survey of conservation concern. — Occas. Papers I. U. C. N., Species Survival Comm. 4: 33—39.

Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of Mammals. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85: 1—350.

Swofford, D. L. (1993): PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.1. — Computer Program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

Thomas, O. (1888): On a new and interesting annectant genus of muridae with remarks on the relations of the Old- and new-World members of the Family. — Proc. Zool. Soc. London: 130—135.

Wessels, W., H. De Bruijn, S. T. Hussain & J. Leinders (1982): Fossil rodents from the Chinji Formation, Banda Daub Shah, Kohat, Pakistan. — Proc. Kon. Ned. Akad. Weten. Ser. B 85: 337—364.

C. Denys, F. Catzeflis, P. Chevret, S. Ducrocq, Institut des Sciences de l'Evolution, URA 327 du C. N. R. S., Université Montpellier II, case courrier 64, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 05, France. J. Michaux, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de l' E. P. H. E. et Institut des Sciences de L'Evolution, URA 327 du C. N. R. S., Université Montpellier II, case courrier 64, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 05, France.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 3—4	S. 191—207	Bonn, Mai 1995

Hemisus marmoratus (Peters, 1854) (Anura: Hemisotidae), Fortpflanzungsstrategien eines Savannenfrosches

Mark-Oliver Rödel, Marko Spieler, Karsten Grabow & Christoph Böckheler

Abstract. *Hemisus marmoratus* uses a breeding chamber for eggs and early tadpole stages. As some nests are even made before the beginning of the rainy season, *Hemisus*-tadpoles are the first tadpoles arriving in the temporary ponds. Thus they have a developmental advantage to tadpoles of other species and to predators. The time tadpoles spend in their nest is variable. So they may be able to react on the not forseeable rainfalls of their savanna habitat. Despite the channel theory of Wager (1986) our observations speak for additional strategies of the tadpoles reaching water. These may be transport by the mother, sliding on wet soil down to water or floating of the breeding chambers. The use of a certain strategy may depend on habitat structure. Beside these reproductive observations we give further data on activity, food and larval development.

Key words. *Hemisus marmoratus sudanensis*, Hemisotidae, Ivory Coast, reproduction strategy, parental care, savanna habitat.

Einleitung

Die Verlagerung eines Teils des Larvallebens auf terrestrische Biotope wird allgemein als Anpassung zur Reduktion des Prädations- und Konkurrenzdruckes gedeutet (Lamotte & Lescure 1977, Duellman & Trueb 1986). Mit der Verlegung früher Kaulquappenstadien in terrestrische unterirdische Brutkammern (Abb. 1) verfolgen die Schaufelnasenfrösche (Hemisotidae), neben den sich direkt entwickelnden Arthroleptidae, als einzige unter den afrikanischen Anuren diese Strategie (Wager 1986, Amiet 1989).

Angaben zur Biologie von *Hemisus marmoratus* beschränken sich meist auf die von Wager publizierten Daten zur Fortpflanzung (1929, 1952, 1958, 1986). Nach Wager verlassen die Quappen die Brutkammer über einen vom Weibchen gegrabenen Tunnel, der ins Gewässer führt. Diese Angaben sind von späteren Autoren nahezu wörtlich übernommen worden (z. B. Salthe & Mecham 1974, Duellman & Trueb 1986, Obst et al. 1984, Lambiris 1989).

Unsere nachfolgend geschilderten Beobachtungen aus der westafrikanischen Savanne zeigen, daß sowohl die schwer kalkulierbaren Niederschläge als auch die unterschiedlichen geomorphologischen Gegebenheiten in diesem Lebensraum die Art zwangen, unterschiedliche Strategien zu entwickeln.

Das Untersuchungsgebiet

Der Comoé-Nationalpark liegt im Nordosten der Elfenbeinküste zwischen 8° 5’—9° 6’ N und 3° 1’—4° 4’ W (Kronberg 1979, Mühlenberg & Steinhauer 1981, Porembski 1991). Das Untersuchungsgebiet (8° 45’ N—3° 47’ W; ca. 250 m NN) ist auf die Guinea-Savanne im Süden des Parks beschränkt. Landschaftsprägend ist hier eine lockere Busch-Baumsavanne, in der mosaikartig eingestreute Inselwälder zu finden sind. Die Flußufer sind mit unterschiedlich breiten Galeriewäldern bewachsen.

Klimatisch ist das Gebiet durch ausgeprägte Regen- und Trockenzeiten gekennzeichnet, deren Beginn von Jahr zu Jahr variieren kann. In der etwa von April bis Oktober dauernden

Regenzeit fallen zwischen 1100 und 1700 mm Niederschlag, wobei das Maximum meist im August/September liegt und der Juli gewöhnlich der trockenste Monat der Regenzeit ist. In der Regenzeit entsteht in der Savanne eine große Zahl meist flacher Gewässer von einem bis mehreren hundert m² Oberfläche. Während der von November bis März dauernden Trockenzeit, mit durchschnittlich weniger als 50 mm Niederschlag (Kronberg 1979), enthalten lediglich die Flußläufe Wasser. Für detaillierte Angaben zur Geographie, Geologie, Klima und Vegetation sei auf die oben angegebene Literatur verwiesen.

Material und Methoden

H. marmoratus gehört zur Familie der Schaufelnasenfrösche (Frost & Savage 1987), die eine Gattung mit 8 Arten (Frost 1985, Duellman & Trueb 1986, Duellman 1993) enthält und auf das tropische und subtropische Afrika südlich der Sahara beschränkt ist (Savage 1973). Diese Spezies ist mit 3 bis 5 Unterarten (Laurent 1972, Frost 1985) in den Savannen weitverbreitet (z. B. Loveridge 1942, Guibe & Lamotte 1958, Perret 1966, Schiotz 1967, 1969, Broadley 1971, Passmore & Carruthers 1979, Joger 1990).

Fast alle Beobachtungen wurden während der Regenzeit gemacht, und zwar 1992 von März bis September und 1993 von März bis August.

1992 gelangen uns die meisten Adultbeobachtungen nur zufällig. 1993 umzäunten wir deshalb vom 2. April bis zum 7. Juni ein Gewässer teilweise mit drei je 8 m langen Fangzäunen. Der ca. 30 x 2 m lange Tümpel war so zu etwa einem Drittel umzäunt. An- und abwandernde Tiere fielen in beidseitig vom Zaun vergrabene Plastikeimer mit Fangtrichtern aus Aluminium. Alle Eimer wurden einmal nachts und am frühen Morgen kontrolliert. Die dabei gewonnenen Daten sollten Aufschluß über das An- und Abwanderverhalten der Adulten und der frisch metamorphosierten Jungtiere geben.

Im Galeriewald eines Nebenflusses des Comoé fanden wir in beiden Jahren regelmäßig Weibchen mit Nestern. Temperatur- und Feuchtemessungen im Nest erfolgten mit einem Datenlogger (Grant Squirrel 4800). Bei einigen Nestern (2—7) (Tab. 4) versuchten wir durch Abdecken der Brutkammern mit Petrischalen und darauf gelegten Rindenstücken und Erde ein Sichtfenster zu konstruieren, um die Tiere so leichter und störungsfreier kontrollieren zu können. Die meisten Weibchen verschwanden nach diesen Eingriffen (Nester 2—5) oder verschmierten die durchsichtige Plastikabdeckung von innen mit Erde (7). Nur bei Nest 6 war diese Methode teilweise erfolgreich. Die Nester 8—10 wurden großflächig ausgegraben und in Plastikwannen (40 x 30 x 20 cm, L x B x H) gelegt. Auch hier verließ ein Weibchen das Nest (8). Um die Eier feucht zu halten, wurde es durch Schaumstoff ersetzt. Zusätzlich fingen wir zwei Pärchen von *H. marmoratus*, die wir in die bereits beschriebenen Wannen setzten. In allen Wannen waren Wasserteile für die Quappen vorhanden. Durch künstliche Beregnung versuchten wir die Eiablagen zu stimulieren. Dies gelang uns in beiden Fällen. Von allen Gelegen entwickelten sich nur drei bis zu freischwimmenden Quappen (1, 8, 9). Um zu prüfen, ob das Weibchen zur Wasserversorgung oder zur Ernährung der Larven durch Körpersekrete notwendig ist, entnahmen wir aus Nest 1 Quappen und zogen sie ohne Fütterung separat auf. Die Meßdaten dieser Tiere wurden mit denen der beim Weibchen verbliebenen Larven verglichen. Den gleichen Ansatz verfolgten wir mit Nest 8, wobei das Weibchen hier, wie bereits erwähnt, durch Schaumstoff ersetzt war. Ernährt wurden die Frösche in den Wannen mit Termiten der Gattung *Macrotermes*.

Für die Längenmessungen der Tiere wurden mechanische und elektronische Schieblehren mit einer Meßgenauigkeit von 0,1 mm verwendet. Das Gewicht der Adulten, der Quappen und der Eier bestimmten wir nach vorherigem Abtrocknen auf Papier mittels einer Laborwaage (Ohaus CT 10, ±0,002 g). Für die Sektion der Tiere zur Bestimmung der Darminhalte, der Ovarienreife und der Eizahlen wurden die Frösche in einer Weithalsflasche mit Chlorbutol-Dampf (Schiotz 1969) abgetötet. Adulte Tiere wurden nach der Untersuchung in 70 % Alkohol, Kaulquappen in 4 % Formol-Lösung konserviert. Nach Abschluß aller Untersuchungen werden die Tiere in den Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart und des Museums Alexander Koenig in Bonn inventarisiert.

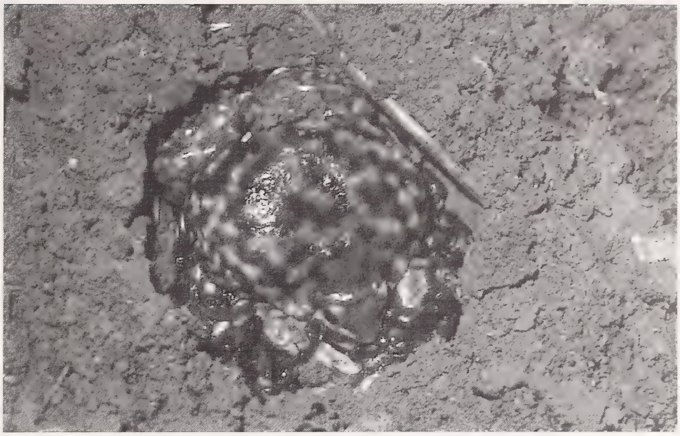


Abb. 1: *Hemisus marmoratus*-Weibchen auf frisch geschlüpften Larven.

Ergebnisse

Größe und Gewichte adulter Tiere

Im Comoé-Park lebt, nach den diagnostischen Merkmalen bei Laurent (1972), *H. marmoratus sudanensis* (Steindachner, 1863). Weibchen ($\overline{x}$ = 3,95 cm ±0,2, N = 13) waren stets größer und schwerer ($\overline{x}$ = 8,5 g ±1,7, N = 13) als die Männchen ($\overline{x}$ = 2,73 cm ±0,22, N = 18; $\overline{x}$ = 2,8 g ±0,88, N = 13) (Tab. 1). Weibchen mit ablagereifen Eiern ($\overline{x}$ = 9,2 g ±1,4, N = 10) sind deutlich schwerer als solche ohne reife Ovarien ($\overline{x}$ = 6 g ±0,26, N = 3).

Nahrungsgrundlage

1993 haben wir 6 Männchen und 4 Weibchen seziert und auf Magen- und Darminhalte untersucht. Die Verdauungstrakte dreier Männchen (Nr. 2, 15, 17) und aller Weibchen waren leer. Letztere fingen wir bei der Anwanderung an einen Tümpel, bzw. in ihren Bruthöhlen. Im Magen von Nr. 6 fanden wir eine 3,5 mm lange Ameise. Der Magen von Nr. 7 enthielt drei 7 mm lange Termitensoldaten und zwei 5,5 mm lange Termitenarbeiter. Der Magen von Nr. 12 war so weit gedehnt, daß er fast das gesamte Peritoneum ausfüllte. Er enthielt 13 Soldaten und 113 Arbeiter der Termite *Odontotermes pauperans* (Durchschnittsgröße 4 mm).

Bei einem Fütterungsexperiment beobachteten wir, wie *H. marmoratus* mit seiner verhärteten Schnauzenregion Termitengänge freilegte. Die durch die Störung alarmierten Termiten wurden durch regelmäßiges Ausfahren der langen, schmalen Zunge aufgenommen. Die Schnauze wurde dabei tief in die Gänge gepreßt.

Lebensraum und Aktivität

Tiere fanden wir oberirdisch vorwiegend nachts meist kurz vor, während und nach Niederschlägen, vereinzelt aber auch in den Perioden zwischen den Regenfällen, auf dem Savannen- oder Galeriewaldboden. Im Terrarium gehaltene Tiere verließen nur nach Beregnung das Erdreich. An einem regenlosen Tag fanden wir ein Männchen (Nr. 6) tagaktiv in der Laubstreu des Galeriewaldes.

Tabelle 1: Körperlängen (KL) und Gewichte von 31 adulten *Hemisus marmoratus sudanensis* aus dem Comoé-Park. Bei Weibchen ist angegeben, ob diese weitentwickelte Eier besaßen.

Nr.	Geschlecht	KL (mm)	Gewicht (g)	Eier
1	♂	2.29	1.3	
2	♂	2.52	—	
3	♂	2.55	1.9	
4	♂	2.56	2.9	
5	♂	2.56	2.8	
6	♂	2.60	2.1	
7	♂	2.64	—	
8	♂	2.66	2.5	
9	♂	2.66	3.0	
10	♂	2.68	2.5	
11	♂	2.70	3.0	
12	♂	2.85	—	
13	♂	2.89	3.0	
14	♂	2.90	3.5	
15	♂	2.90	—	
16	♂	3.00	3.0	
17	♂	3.10	—	
18	♂	3.14	5.0	
19	♀	3.69	7.8	+
20	♀	3.71	5.8	—
21	♀	3.72	7.7	+
22	♀	3.79	5.9	—
23	♀	3.86	9.0	+
24	♀	3.89	10.5	+
25	♀	3.90	6.3	—
26	♀	3.95	9.2	+
27	♀	4.00	8.8	+
28	♀	4.12	9.0	+
29	♀	4.14	10.5	+
30	♀	4.20	12.0	+
31	♀	4.34	7.6	+

An einer Sandentnahmestelle in der Savanne gruben wir 5 Männchen in bis zu einem Meter Tiefe aus. Da dies meist in der ausgehenden Trockenzeit (Anfang April) geschah, glauben wir, daß die Tiere hier aestivierten. Viele andere Tiere entdeckten wir in der Regenzeit im Galeriewald unter umgefallenen Bäumen maximal 4 Zentimeter unter der Erdoberfläche (Abb. 2, Tab. 4).

Die zwischen dem 2. 4.—30. 5. 1993 gemachten Fallenfänge sowie Einzelbeobachtungen späterer Zeitpunkte zeigen, daß beide Geschlechter während der gesamten Regenzeit verstärkt nach Regenfällen wandern. Bestätigt wird dies auch durch das kontinuierliche Auftreten von frühen Quappenstadien bis in den August hinein.

Rufaktivität: Mehrfach hörten wir nach Regenfällen und künstlichem Beregnen bei den in Gefangenschaft gehaltenen Tieren den leisen, grillenähnlichen Paarungsruf (Schiotz 1964, Wager 1965, Passmore & Carruthers 1979). Dabei riefen die Männchen sowohl oberirdisch als auch aus ihren unterirdischen Verstecken.

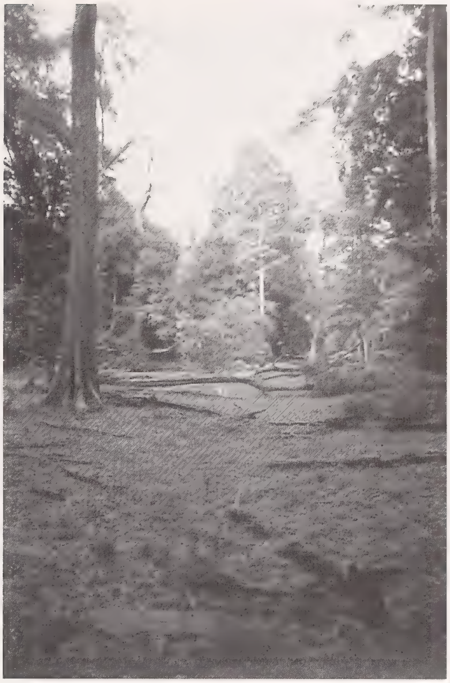


Abb. 2: Lichtung im Iringou-Galeriewald. Hier fanden wir die meisten Nester des Schaufelnasenfrosches.

Tabelle 2: Eimengen, -größen und Ovariengewichte sezierter *Hemisus marmoratus*-Weibchen. Die Eier von Weibchen 26 und 27 waren ablagereif, die von 31 nur wenig entwickelt.

Nr.	Eizahlen/Ovar links	Eizahlen/Ovar rechts	Ovariengewicht (g)	Eidurchmesser (mm)
26	0	222	1.518	2.4
27	63	106	—	2.5
31	150	140	0.102	0.3—0.4

Gelege, Ablageorte und Ablagezeitpunkte

Wir fanden in elf ca. 5 cm großen Brutkammern (Tab. 3) zwischen 88 und 242 Eier oder Larven. Die Eier aller Gelege waren zu einem rundlichen Gebilde von 3—4 cm Durchmesser verklebt. Die Durchmesser der unpigmentierten Eier schwankten zwischen 4,9—7,3 mm (Tab. 3). Die Eizahlen sezierter Weibchen (Tab. 2) lagen etwas über den in den Nestern gezählten. Dabei konnten beide Uteri nahezu gleichviel oder unterschiedlich viele ablagereifen Eier enthalten. In einem Fall enthielt nur ein Uterus Eier (Nr. 26). Die Eier in den Nestern 1, 8 und 12 waren von nicht entwickelten Eiern umgeben. Die eingetrocknete Eigallerte bildete eine pergamentartige Hülle. Bei Nest Nr. 6 war die Hülle von schaumartiger Konsistenz.

Tabelle 3: Ei- (E) und Larvenzahlen (L) sowie Durchmesser aufgequollener Eier von *Hemisus marmoratus.*

Nest-Nr.	Eianzahl/Larvenzahl	Eidurchmesser (mm)
1	242 (L)	4.96—5.03
2	144 (L)	
3	150 (L)	
4	200 (L)	
5	88 (L)	
6	ca. 200 (E)	5.5—7.3
7	ca. 200 (E)	
8	ca. 200 (E)	
9	ca. 200 (E)	
10	141 (L)	
12	230 (E)	

Tabelle 4: Neststandorte von *Hemisus marmoratus* im Comoé-Park unter Angabe der Bodenbeschaffenheit, der Nesttiefe, der Entfernung zum Wasser, der Vegetationsdichte am Nestplatz und des Lebensraumes. Die Nester 1 und 12 wurden in Gefangenschaft angelegt. Sav. = Savanne, W. = Wald, Wann. = Wanne, Li. = Waldlichtung, — = keine Vegetation, + = wenig Veg., + + = mäßig dichte Veg., + + + = Nestumgebung dicht bewachsen.

Nest Nr.	unter Stamm	Boden	Tiefe (cm)	Entfernung Wasser (m)	Vegetation	Sav./W./ Li.
1	—	Lehm	3—4	0,2	—	Wann.
2	+	Lehm	—	100	—	W.
3	+	Lehm	—	100	+ +	Li.
4	+	Lehm	—	100	+	W.
5	+	Lehm	—	100	+	W.
6	+	Lehm	—	3	—	W.
7	+	Lehm	3	1,5	+	W.
8	+	Lehm	—	100	+	Li.
9	+	Lehm	—	50	+ + +	Li.
10	+	Lehm	—	50	+ +	Li.
11	—	Sand	30	5	—	Sav.
12	—	Lehm	3—4	0,2	—	Wann.

Die 10 natürlichen Brutkammern (Tab. 4) fanden wir alle in 1,5 bis 100 m Entfernung vom nächsten Gewässer. Nur eine davon (Nr. 11) fanden wir bereits Ende Februar, die meisten Kammern wurden Mitte/Ende Juni am Rand einer Lichtung im Galeriewald gefunden (Abb. 2). Die Nester 2—10 lagen relativ kühl. Sie wiesen bei einer exemplarischen Messung gegenüber der Lufttemperatur von 27,1 ° C eine Temperatur von 25,8 ° C auf. Die Luftfeuchte in den Nestern betrug nahezu 100 %.

Die Kammern befanden sich direkt unter aufliegenden Baumstämmen oder wenige Zentimeter darunter. Lediglich Nest 11 fanden wir 30 cm unter der Erdoberfläche. Im Gegensatz zu 2—10 war es in der Savanne im Sand angelegt. In sämtlichen Brutkammern saßen Weibchen auf den Eiern oder Larven. Männchen konnten wir in den Kammern nicht beobachten, nur eines fanden wir 5 cm unter Nest 9 in einer eigenen Kammer sitzend.

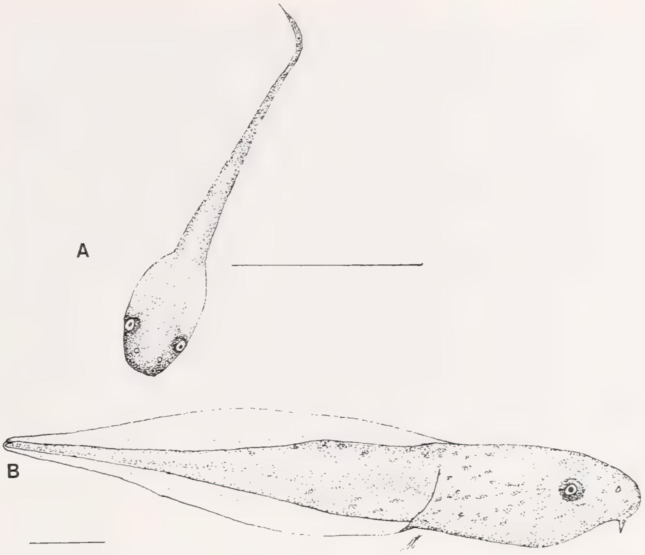


Abb. 3: A: frisch geschlüpfte *Hemisus marmoratus*-Larve. B: Quappe ca. 2 Wochen nach Verlassen der Brutkammer. Die Maßstriche entsprechen jeweils 5 mm.

Entwicklung im Nest

Da uns in keinem Fall der Zeitpunkt der Befruchtung bekannt war, können wir keine genauen Angaben über die Dauer der Embryonalentwicklung bis zum Schlupf machen. Zwischen dem Fund der Eier und dem Schlupf der Larven vergingen 3 bis 6 Tage (Tab. 6). Die komplette Embryonalentwicklung dürfte etwas länger dauern.

Schlüpfende Kaulquappen waren durchschnittlich 11,1 (±0,4) mm lang (Tab. 7). Im Gegensatz zu älteren, freischwimmenden, etwas gedrungen wirkenden Larven sind die Nest-Stadien von sehr schlanker Gestalt (Abb.3). Frisch geschlüpfte Tiere hatten bereits keine Außenkiemen mehr (s. a. Bles 1907, Wager 1986). Ein Mundfeld war zu diesem Zeitpunkt noch nicht ausgebildet. Die von Wager (1986) beschriebene intensiv duchblutete Ventralfläche, der er respiratorische Eigenschaften zuschreibt, konnten wir nie beobachten. Die Hornkiefer differenzierten sich wenige Tage nach dem Schlupf. Waren zusätzlich bereits einige Zähnchenreihen vorhanden, konnten die Quappen Nahrung aufnehmen. Die den Nestern vorzeitig entnommenen Tiere (Nester 1 u. 8) konnten sofort im Wasser überleben. Bis zur Ausbildung des Mundfeldes ernährten sie sich von ihren Dotterreserven. Im Nest verbliebene Quappen entwickelten sich langsamer als ihre zu Vergleichszwecken separat aufgezogenen Geschwister. So hatten Nesttiere nach 7 Tagen folgende Mundfeldformel:

$$\frac{\begin{matrix}1\\1+1\end{matrix}}{\begin{matrix}1+1\\2\end{matrix}}$$

Die im Aquarium aufgezogenen Geschwister besaßen zu diesem Zeitpunkt bereits das vollständige Mundfeld:

$$\frac{\begin{matrix}1\\4+4\end{matrix}}{4}$$

Die längsten von uns beobachteten Zeiten vom Schlupf bis zum Verlassen des Nestes betrugen 18, 19 und 66 Tage (Tab. 5). Die Kaulquappen waren in den beiden ersten Fällen noch wohlgenährt. In Nest 6 ertranken sie während eines schweren Regenfalls. In Nest 9 waren nach den 66 Tagen nur noch 10 tote Larven im Nest. Fünf abgezehrt wirkende Kaulquappen fanden wir im Wasser.

Tabelle 5: Aufenthaltsdauer der *Hermisus*-Larven im Nest von der ersten Beobachtung bis zum Verlassen des Nestes oder dem Tod der Larven (siehe auch Text). Zur Anzahl der Larven und Eier siehe Tab. 3.

Nest-Nr.	1. Beob.	Larv.	Eier	Larven verendet	Nest verlassen	Dauer (Tagen)
1	8. 5. 1992	—	+	—	27. 5. 1992	19
2	24. 6. 1992	+	—	25. 6. 1992	—	—
3	24. 6. 1992	+	—	25. 6. 1992	—	—
4	24. 6. 1992	+	—	2. 7. 1992	—	—
5	25. 6. 1992	+	—	3. 7. 1992	—	—
6	25. 6. 1992	—	+	16. 7. 1992	—	21
8	7. 5. 1993	—	+	18. 5. 1993	—	11
9	16. 6. 1993	—	+	—	20. 8. 1993	66
10	16. 6. 1993	+	—	19. 6. 1993	—	3
12	22. 4. 1993	—	+	27. 4. 1993	—	—

Mütterliches Verhalten während der Brutpflege und Larvenabwanderung

1992 konnten wir beobachten, wie ein Weibchen (Nest 1) aktiv versuchte, einen Teelöffel abzudrängen, mit dem wir die Quappen erreichen wollten. Es blies sich auf und verschloß Spalten zwischen sich und der Kammerwand. Die Larven wurden so vollständig abgedeckt. Wir konnten diese Reaktion mehrfach hintereinander provozieren und mit Videoaufnahmen dokumentieren. Nach dem Öffnen der Nester verschwanden an Flanken und Rücken des Weibchens haftende Quappen (Abb. 4, siehe auch Bles 1907, Bourquin 1985) immer schnell unter der sich aufblasenden Mutter. Das Weibchen aus Nest Nr. 9 zeigte diese Verhaltensweisen am Ende seiner „Brutphase" nicht mehr.

Die Meßergebnisse separat ohne Fütterung aufgezogener bzw. bei der Mutter belassener Larven sind in Tab. 7 und Abb. 5 dargestellt. Dabei zeigte sich, daß die in der Kammer verbliebenen Tiere im Wachstum hinter ihren Geschwistern zurückblieben. Die unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeit konnte auch anhand des verschieden starken Dotterverbrauches festgestellt werden. Im Nest 8 hatten die Quappen auch 5 Tage nach dem Schlupf noch ihren Dottersack, während ihre Geschwister im Aquarium diesen bereits vollständig aufgebraucht hatten. Larven, deren Mütter entnommen wurden oder nach der Störung das Nest verließen, vertrockneten entweder (Nest 2 und 5) oder wurden von Ameisen gefressen (Nest 3 und 4).

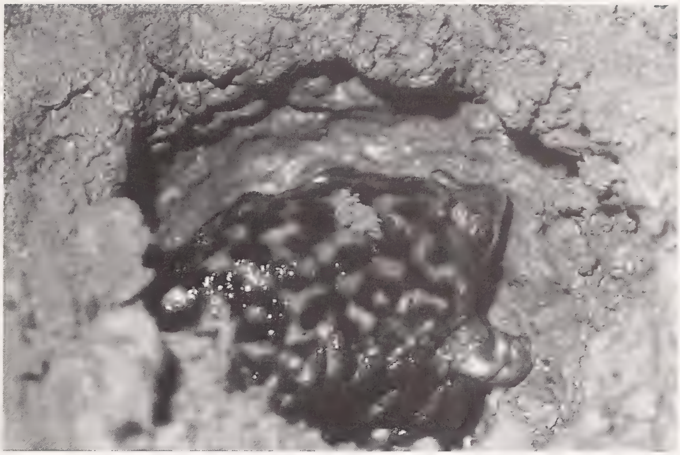


Abb. 4: Am Muttertier festgesaugte Kaulquappen.

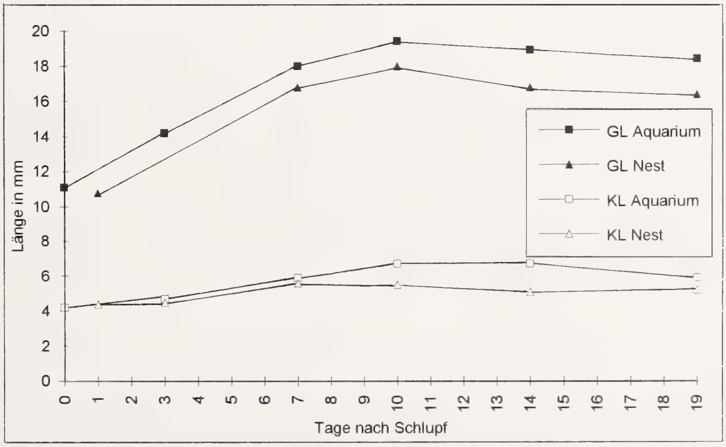


Abb. 5: Wachstum der aus Nest 1 entnommenen bzw. bei der Mutter belassenen Quappen. KL = Körperlänge, GL = Gesamtlänge, siehe auch Text.

Als die Larven in Nest 1 ihre Brutkammer verließen, fanden wir eine Öffnung zur Oberfläche, an die sich eine zum Gewässer führende Rutsche anschloß. Im Wasserteil schwammen nur etwa ¾ der Larven (180). Die übrigen Tiere (62) waren alle sehr agil, schafften es aber auch nach künstlichem Überfluten der Kammer nicht, diese zu verlassen. Auffallend war, daß die in der Kammer verbliebenen Quappen fast ausnahmslos kleiner (13,4—17,2 cm, $\bar{x}$ = 15,2 ±1,1, N = 10) waren als die, die das Wasser erreichten (16,7—18,1 cm, $\bar{x}$ = 17,5 ±0,6, N = 10).

Larvalhabitate und Entwicklung im Gewässer

Larven erschienen sofort nach den ersten stärkeren Regenfällen, wenn die Tümpel erstmalig Wasser führten. Die Laichzeit beschränkte sich nicht auf den Beginn der

Tabelle 6: Mindestdauer bis zum Schlupf der *Hemisus marmoratus*-Larven, * = rufende Männchen hörten wir hier in den Wannen erstmalig am 5. 5. nach dem künstlichen Beregnen der Wanne.

Nest-Nr.	Gefunden	Geschlüpft	Dauer (Tage)
1	8. 5. 1992	8. 5. 1992	(3)*
6	25. 6. 1992	28. 6. 1992	3
8	7. 5. 1993	13. 5. 1993	6
9	16. 6. 1993	22. 6. 1993	6

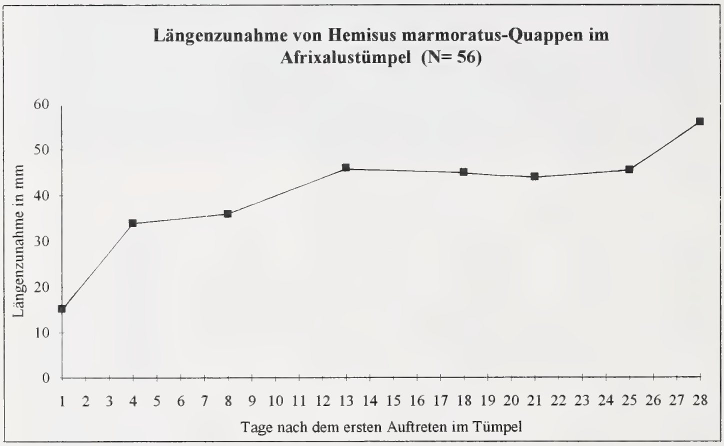


Abb. 6: Längenzunahme von *Hemisus*-Quappen im Afrixalustümpel vom 23. 4.—20. 5. 1992. Der letzte Wert entspricht der größten von uns vermessenen Larve. Zu diesem Zeitpunkt metamorphosierten sich die letzten Tiere.

Regenzeit. So fanden wir z. B. 1992 ganz junge Larven am 23. 4., 13. 5., 19. 5., 28. 5., 29. 5., 30. 5., 21. 6., 25. 6., 4. 8. und 24. 8.

Die Kaulquappen des Schaufelnasenfrosches konnten wir in allen Stillgewässern von einem bis mehreren hundert m² Oberfläche von der offenen Savanne bis in den dichten Galeriewald finden. Selbst in nur periodisch wasserführenden Bachläufen fanden wir häufig *Hemisus*-Larven. Von Bedeutung waren Larvenfunde in zwei künstlich angelegten Beton- und Folientümpeln sowie in einem flachen Tümpel mit felsigem Untergrund.

Nach Bles (1907) zeigen *Hemisus*-Larven, bis auf eine anfängliche terrestrische Phase, eine für Kaulquappen normale Entwicklung (Kategorie II.D 12 oder II.D 14 nach Duellman & Trueb 1986), d. h. sie verbringen ihr Leben bis zur Metamorphose fressend in einem Gewässer.

Abb. 6 zeigt die Längenzunahme von regelmäßig aus einem unserer Untersuchungsgewässer entnommenen *Hemisus*-Larven. Als der Tümpel 1992 das erste Mal im Jahr Wasser führte, waren bereits einen Tag später die ersten Larven zu finden. Bei einer Gesamtlänge (GL) von 16 mm entfielen 6,2 mm auf den Körper (KL). In den ersten 8—10 Tagen war die Längenzunahme am größten. Hinterbeine entwickelten sich ab einer GL von 42—45 mm. Die Metamorphose setzte bei etwa 16 mm KL und 46 mm GL ein. Die größte von uns vermessene Larve hat bei einer GL von 56 mm eine KL von 20 mm. Unsere ersten Jungfrösche beobachteten wir 3 bis 4 Wochen nach dem Auftauchen von Larven. Die metamorphosierten Jungfrösche maßen zwischen 12 und 19 mm.

Auffallend ist das farbliche Anpassungsvermögen der Kaulquappen. Während sie in vegetationsreichen klaren Tümpeln fast schwarz sind, findet man in lehmig trübem Wasser nahezu weiße Larven, die sich aber innerhalb kürzester Zeit (<1 min) dunkel verfärben können.

Diskussion

Biometrische Daten

Die Körperlängen unserer Tiere stimmen weitgehend mit den Werten von Stewart (1967), Laurent (1972), Obst et al. (1984), Poynton & Broadley (1985) und Wager (1986) überein. Die von Perret (1966) und Barbault (1974a, b) gemeldeten größeren Tiere dürften nach den geographischen Angaben von Frost (1985) und den Größenangaben von Laurent (1972) und Zug (1987) zu *H. guineensis* gehören.

Nahrung

Aus Sektionsbefunden und Verhaltensbeobachtungen schließen wir, daß es sich bei *H. marmoratus* um einen Nahrungsspezialisten handelt. Wie wir fand auch Barbault (1974a) ausschließlich Ameisen und Termiten im Verdauungstrakt sezierter *H. marmoratus*. Wager (1986) und Lambiris (1989) geben allgemein unterirdisch lebende Insekten als Nahrung an. Necas (mündl. Mitt.) fand in Äthiopien bei 20 untersuchten *H. marmoratus* nur Ameisen im Verdauungstrakt. Von gefressenen Würmern berichten Walker (1968) und Wager (1986). Walker bezieht sich dabei jedoch auf Gefangenschaftsbeobachtungen.

Lebensraum

Nach unseren Fundorten ist *H. marmoratus* eine vorwiegend in der Savanne lebende Art, die aber auch in den angrenzenden Wäldern nachgewiesen werden konnte. Ähnliches beschreiben Schiotz (1963), Lamotte (1966, 1976), Walker (1968), Loveridge (1976), Lanza (1978), Lamotte (1983), Wager (1986) und Hughes (1988). Dabei soll der Schaufelnasenfrosch feuchte Böden bevorzugen (Walker 1968, Van Dijk 1982, Poynton & Broadley 1985). Die häufig unterirdischen Fundstellen deuten auf eine versteckte Lebensweise hin. Ob die Tiere auch subterran aktiv sind (z. B. Wager 1986, Lamotte 1983, Duellman & Trueb 1986), ist unserer Meinung nach wahrscheinlich, aber nicht geklärt.

Eizahlen und Entwicklung

Da die Eizahlen sezierter Weibchen über den in den Nestern gezählten Ei- und Larvenzahlen liegen, nehmen wir an, daß zumindest manchmal nur die Eier aus einem Uterus abgelegt werden. Hierfür spricht auch die Beobachtung an Nr. 14, bei der wir nur in einem Uterus Eier fanden. Das Splitten der Gesamteizahl auf mehrere Laichaktionen könnte insbesondere im Zusammenhang mit der potentiellen Austrocknungsgefahr von Savannengewässern zur Risikostreuung beitragen. Mehrfaches Laichen setzt dabei das Risiko des Verlustes des gesamten Nachwuchses herab. Je

Tabelle 7: Vergleich der Larvalentwicklung von *Hemisus marmoratus* im Nest und im Aquarium (ohne Fütterung). Oben = Nest 1, unten = Nest 8, T = Tage nach Schlupf, GL = Gesamtlänge, KL = Rumpflänge, Längen in mm, Gewicht in g, wenn nicht anders vermerkt, ist N = 3; siehe auch Abb. 5.

T	Nest		Aquarium	
	GL	KL	GL	KL
0	$\bar{x}$=11.1 ±0.4 (10.8—11.6)	$\bar{x}$=4.2 ±0.2 (3.9—4.4)	$\bar{x}$=11.1 ±0.4 (10.8—11.6)	$\bar{x}$=4.2 ±0.2 (3.9—4.4)
1	$\bar{x}$=10.8 ±0.2 (10.6—11.1)	$\bar{x}$=4.4 ±0.1 (4.2—4.5)	—	—
3	$\bar{x}$=14.2 ±0.3 (13.3—14.6)	$\bar{x}$=4.5 ±0.2 (4.2—4.8)	$\bar{x}$=14.2 ±0.7 (13.4—15)	$\bar{x}$=4.7 ±0.1 (4.6—4.7)
7	$\bar{x}$=16.8 ±0.7 (16.1—17.8)	$\bar{x}$=5.6 ±0.4 (5.2—6)	$\bar{x}$=18 ±0.6 (17.4—18.8)	$\bar{x}$=5.9 ±0.2 (5.6—6.1)
10	$\bar{x}$=18 ±0.4 (17.7—18.6)	$\bar{x}$=5.5 ±0.2 (5.3—5.8)	$\bar{x}$=19.4 ±0.2 (19.2—19.8)	$\bar{x}$=6.7 ±0 (6.7)
14	$\bar{x}$=16.8 ±1.4 (15.1—18)	$\bar{x}$=5.1 ±0.2 (5—5.4)	$\bar{x}$=18.9 ±0.3 (18.6—19.2)	$\bar{x}$=6.7 ±0.2 (6.5—6.8)
19	$\bar{x}$=16.4 ±1.4. N=20 (13.4—18.1)	$\bar{x}$=5.2 ±0.5. N=20 (4.1—5.9)	$\bar{x}$=18.4 ±0.4 (18—18.7)	$\bar{x}$=5.9 ±0.2 (6.5—6.8)

T	Nest		Aquarium	
	GL	Gewicht	GL	Gewicht
0	$\bar{x}$=11.44 ±0.6. N=5 (10.3—12.2)	0.016. N=1	—	—
3	$\bar{x}$=14.2 ±0.3. N=5 (13.8—14.5)	$\bar{x}$=0.016 ±0.002. N=5 (0.014—0.018)	$\bar{x}$=14.5 ±0.7 (13.8—15.1)	$\bar{x}$=0.07 ±0.03 (0.06—0.07)
5	$\bar{x}$=16.6 ±0.5. N=5 (16—17.1)	$\bar{x}$=0.023 ±0. N=5 (0.02)	$\bar{x}$=17.7 ±1.3. N=6 (16.5—20.3)	$\bar{x}$=0.05 ±0.01. N=6 (0.04—0.07)

später ein zweites Mal gelaicht wird, desto größer dürfte jedoch das Prädationsrisiko sein. Dieses könnte aber generell durch die Verlagerung junger Stadien auf terrestrische Brutkammern und deren Bewachung durch die Weibchen herabgesetzt sein. Die Gefahr, daß mit Ende der Regenzeit die Metamorphose nicht erreicht werden kann, wird so allerdings nicht gemindert.

Wager (1986) beobachtete ähnliche Eizahlen wie wir. Auch er berichtet von Eiern ohne Entwicklung, die das Gelege als Hülle bis zum Schlupf der Quappen umgeben. Diese verringern vermutlich die Austrocknungsgefahr (vgl. auch Stewart 1967). Budgett (in Bles 1907) glaubte, daß die äußeren Eier ein Nest bilden, in dessen Zentrum sich die geschlüpften Larven befinden. Dieses Nest soll vom Muttertier mit Blasenwasser gefüllt werden. Nach unseren Beobachtungen trifft dies nicht zu. Nach dem Schlupf versammeln sich die Quappen um und auf der Mutter.

Die von uns beobachtete Mindestzeit bis zum Schlupf der Larven aus dem Ei liegt mit 3—6 Tagen im Rahmen der Literaturangaben (4 Tage Bles 1907, 8—10 Tage Wager 1986, 10—12 Tage Passmore & Carruthers 1979). Da wir den genauen Ablaichtermin in keinem der Fälle kennen, vergehen vermutlich mehr als 3—6 Tage von der Ablage bis zum Schlupf der Quappen.

Frisch geschlüpfte Larven waren bei uns geringfügig größer als von Stewart (1967) vermessene.

Die maximale Verweildauer der Quappen im Nest wird mit 10 (Duellman & Trueb 1986) und 17 Tagen (Wager 1986) angegeben. Die Tiere wirkten dann zwar abgezehrt, erholten sich jedoch. In den von uns beobachteten Fällen waren die Larven nach 18 bzw. 19 Tagen noch wohlgenährt. Selbst nach 66 Tagen fanden sich noch lebende Kaulquappen im Nest.

Die weitere Entwicklung entspricht der von Bles (1907) und Wager (1986) geschilderten.

Mit Metamorphosegrößen von 12—19 mm und Entwicklungszeiten von 3 bis 4 Wochen gingen die jungen *Hemisus* des Comoé-Parks wesentlich kleiner und früher an Land als in Ostafrika, wo Stewart (1967) nach 6 Wochen umgewandelte Tiere fand. Loveridge (1942) maß in Ostafrika 22—23 mm.

Farbwechselvermögen

Das Farbwechselvermögen der Quappen betrachten wir als Anpassung an die sich schnell ändernden Sichtverhältnisse in den ephemeren Tümpeln. Durch Regen oder suhlende Großsäuger können klare Gewässer innerhalb von Minuten trüb werden. Die häufig Luftsauerstoff aufnehmenden Quappen sind dunkel gefärbt in klarem und weiß in trübem Wasser vermutlich besser vor den vielen Räubern (z. B. Wasserinsekten, Jagdspinnen, Fischen, Schildkröten, Reihern, Eisvögeln usw.) geschützt.

Mechanismen zur Überwindung der Strecke Nest—Gewässer

Nach unseren Ergebnissen scheint die Methode, mit der die Quappen das Nest verlassen und ins Gewässer gelangen, wesentlich flexibler zu sein, als in der Literatur angegeben. Wager (1929, 1986) beschreibt unterirdische Brutkammern (Abb. 1), in denen die Larven des Frosches außerhalb des Wassers schlüpfen und dann durch einen vom Muttertier ins Nachbargewässer gegrabenen Gang ihr Entwicklungsgewässer erreichen sollen. Bereits 1900 beobachtete Budgett (in Bles 1907) Quappen auf dem Rücken eines im Nest sitzenden *Hemisus*-Weibchens (Abb. 4). Er vermutet deshalb, daß die Quappen getragen würden. Seine Beobachtungen blieben aber genauso unberücksichtigt wie Arbeiten von Van Dijk (1985) und Bourquin (1985). Van Dijk weist darauf hin, daß Wager (1929) das Graben eines Tunnels zuerst nur als Scenario und erst in späteren Arbeiten als Tatsache beschrieben hat. Auf den Tunnelbau schloß Wager aufgrund weiterer Gänge, die er in der Nähe von Brutkammern freilegte. Solche Gänge beobachteten wir nie. Van Dijk (1985) hält Tunnelbau an seinen Fundorten für wenig wahrscheinlich. Er beschreibt flach auslaufende Ufer der Savannentümpel. Soll die Brutkammer über dem Wasser liegen, wären grundsätzlich lange Gänge nötig. Dies trifft auch auf die meisten Gewässer des Comoé-Parks zu. Die „Tunnelstrategie" scheint nur bei steil zum Tümpel abfallenden Ufern sinnvoll zu sein. Bourquin (1985) beobachtete Quappen und Eier auf dem Rücken eines Weibchens.

Das Tragen von Quappen ist ein bei Froschlurchen weitverbreitetes Phänomen (Wells 1977, Duellman & Trueb 1986). Besondere morphologische Anpassungen der Quappen zum Festhalten sind dabei nicht notwendig (Inger & Varis 1986). Amiet (1991) hält diese „ethologische Nische" bei afrikanischen Anuren für unbesetzt.

Folgende Beobachtungen stützen unsere Annahme, daß die Weibchen von *H. marmoratus* in der Lage sind, ihre Quappen zum Gewässer zu tragen:

— Die von uns gefundenen Brutkammern waren bis zu 100 Meter vom nächsten Gewässer entfernt, während Wager (1986) die Nester in unmittelbarer Gewässernähe fand.

— Wie Budgett (Bles 1907) und Bourquin (1985) beobachteten auch wir in den Nestern häufig, daß Quappen auf dem Rücken oder den Flanken ihrer Mutter festgesaugt waren (Abb. 4). Demnach scheinen sie in der Lage zu sein, sich an den Flanken des Weibchens festzuhalten.

— Wir konnten sowohl in künstlich angelegten Kleinstgewässern aus Beton und Plastikfolie als auch in natürlichen Felsentümpeln *H. marmoratus*-Quappen nachweisen. Ein Tunnelbau ist hierbei ausgeschlossen. Bei den künstlichen Gewässern ist zudem durch einen überstehenden Rand ein passives Einschwemmen der Larven nach starken Regenfällen nicht möglich.

Der von Wager (1986) postulierte Tunnelbau konnte von uns nicht bestätigt werden. Wir fanden jedoch bei Nest 1 eine oberflächliche „Rutsche", die vom Weibchen angelegt wurde und über die sich die Quappen schlängelnd ins Gewässer bewegen. Ähnliches filmte Alan Root in Ostafrika („Das Lied der Frösche", ORF und WDR). Als weitere Möglichkeiten kämen in Betracht, daß die Larven auch oberflächlich eingeschwemmt oder Nester am Grund zukünftiger Gewässer angelegt werden. Letzteres wurde von Lee (1967) für die australischen *Heleioporus*-Arten beschrieben. Für ein derartiges Verhalten haben wir aber bisher keine Hinweise. Vermutlich verfolgen die Schaufelnasenfrösche je nach Habitatparametern, wie Uferbeschaffenheit und Wasserstand, verschiedene Strategien.

In Nest 1 erreichten nach Aufbrechen der Brutkammer durch das Weibchen nur ¾ der Tiere den Wasserteil. Die im Nest verbliebenen Larven waren kleiner als ihre Geschwister. Ein Ausschwemmen der Larven durch künstliches Überfluten gelang nicht, obwohl sie äußerst agil waren. Evtl. erreichen unter ungünstigen Bedingungen nur die kräftigsten Tiere eines Geleges das freie Wasser.

Funktionen des Weibchens bei der Brutpflege

Neben der von Wager (1986) postulierten Grabtätigkeit des Weibchens, die den Quappen den Zugang zum Tümpel ermöglichen soll (Stewart 1967, Duellman & Trueb 1986, Amiet 1991), nehmen Duellman & Trueb (1986) und Budgett (Bless 1907) auch eine mögliche Wasserversorgung der Eier durch die Mutter an. Stewart (1967) schreibt dies den Eihüllen zu, begründet ihre Vermutung aber nicht näher.

Daß das Muttertier zum Schutz gegen Prädatoren beitragen könnte, wird von Amiet (1991) bestritten. Aus unseren Beobachtungen folgern wir, daß das Muttertier neben dem Transport der Quappen ins Gewässer auch zur Wasserversorgung der Larven und Eier sowie zur Abwehr von Feinden wichtig ist. Die Weibchen versuchten aktiv, ihre Quappen gegen Eindringlinge abzuschirmen. Die Larven von Gelegen ohne Muttertier wurden entweder in kürzester Zeit von Ameisen gefressen oder vertrockneten. Zur Wasserversorgung der Larven reicht allerdings auch ein feuchtes Schaumstoffstück (Nest 8) aus. Inwieweit vom Weibchen zusätzlich bakterizide und fungizide Stoffe zum Schutz der Eier und Larven abgegeben werden, konnten wir nicht überprüfen.

Die von Budgett (Bles 1907) beschriebene intensiv durchblutete Ventralfläche der „brütenden" Weibchen beobachteten wir nicht.

Wir fanden bereits nach dem ersten stärkeren Regenfall, bei dem die Savannentümpel gefüllt wurden, größere *H. marmoratus*-Quappen im Gewässer. Diese Strategie bringt den Larven im Wachstums-Wettlauf mit aquatischen Prädatoren und anderen Anurenlarven wesentliche Vorteile. Ähnliches berichtet Aichinger (1991) von verschiedenen Pfeilgiftfröschen, die ihre großen Quappen mit dem ersten Regen ins Gewässer tragen. Den gleichen Effekt erreichen die australischen *Heleioporus*-Arten (Lee 1967), die mit beginnender Regenzeit im zukünftigen Gewässergrund unterirdische, offene Brutkammern anlegen, in denen sie ihre Schaumnester deponieren. Mit dem Füllen der Tümpel gelangen auch die Quappen ins Wasser.

Da die Quappen bereits kurz nach dem Schlupf im Tümpel überleben können, glauben wir, daß die im Nest verbrachte Zeit weniger vom Entwicklungszustand der Quappen als von äußeren Faktoren, wie z. B. Regenfällen, bestimmt wird. Das langsamere Aufbrauchen des Dottervorrates im Nest kann als Anpassung an die teilweise langen Verweildauern bei anhaltenden Trockenperioden betrachtet werden. Da die Verweildauer nicht festgelegt ist, sind flexible Reaktionen der Frösche auf die unkalkulierbaren Niederschläge in der Savanne möglich. Die bereits oben angesprochenen *Heleioporus*-Arten können ihre Entwicklung im Nest bei Wassermangel ebenfalls verzögern. Sie bleiben etwa 2—3 Wochen im Trockenen, ehe die Kammern überflutet werden (Lee 1967).

Dank

Wir danken vor allem Herrn Prof. Dr. K. E. Linsenmair (Würzburg), der uns den Aufenthalt in der Côte d'Ivoire ermöglichte, uns jederzeit mit wichtigen Informationen versorgte und eine frühere Fassung des Manuskripts Korrektur las. Wichtige Anregungen gaben uns außerdem Dr. D. Mahsberg (Würzburg) und Dr. A. Martens (Braunschweig). Frau J. Korb (Würzburg) übernahm die Bestimmung der Termiten. Herrn P. Necas (Brno, Tschechien) danken wir für seine Beobachtungen zur Nahrung äthiopischer Schaufelnasenfrösche. Ohne P. K. Yao, K. Kouadio und J. Seydou (Comoé-Nationalpark) wäre das Leben und Arbeiten im Camp wesentlich weniger angenehm gewesen. Diese Arbeit wurde mit Mitteln der Volkswagen-Stiftung (Az I/64 102, MOR, CB), des Schwerpunktes der DFG „Mechanismen zur Aufrechterhaltung tropischer Diversität" (KG) und des SFB 251 (MS) unterstützt.

Zusammenfassung

Die Nester von *H. marmoratus* werden teilweise schon vor der eigentlichen Regenzeit angelegt. Die *Hemisus*-Larven können so als erste Kaulquappen im Gewässer erscheinen. Sie haben damit sowohl anderen Kaulquappen als auch Prädatoren gegenüber einen Wachstumsvorteil. Die Verweildauer der Larven in den Nestern ist sehr variabel und kann in Ausnahmesituationen über 60 Tage betragen. *H. marmoratus* kann so direkt auf die unkalkulierbaren Regenfälle reagieren. Unsere Beobachtungen sprechen dafür, daß die Larven nicht nur, wie in der Literatur beschrieben, über unterirdische Tunnel die Gewässer erreichen, sondern daß Quappen sowohl vom Muttertier getragen werden als auch über eine oberflächliche Rutsche das Wasser erreichen können. Wir vermuten, daß bei stärkeren Regenfällen Larven möglicherweise aus den Nestern geschwemmt und oberflächlich in die Gewässer gespült werden. Auch das Anlegen von Brutkammern am Grund zukünftiger Tümpel halten wir für möglich. Mit der Verlegung der Embryonal- und frühen Larvalentwicklung in terrestrische Brutkammern könnte *H. marmoratus* auch bei fortgeschrittener Regenzeit das Prädationsrisiko junger Stadien herabsetzen. Die Entwicklungsstrategie von *H. marmoratus* kann als spezifische Anpassung an die saisonalen Klimaverhältnisse seines tropischen Lebensraumes betrachtet werden. *H. marmoratus* zeichnet sich damit durch eine Problemlösung aus, die innerhalb der artenreichen Anurengemeinschaft seines Savannenhabitats einzigartig ist.

Literatur

Aichinger, M. (1991): Tadpole transport in relation to rainfall, fecundity and body size in five species of poison-dart frogs from Amazonian Peru. — Amphibia — Reptilia 12: 49—55.

Amiet, J.-L. (1989): Quelques aspects de la biologie des amphibiens anoures du Cameroun. — Ann. Biol. 28: 6—136.

Amiet, J.-L. (1991): Images d'amphibiens camerounais. III. Le comportement de garde des oeufs. — Alytes 9: 15—22.

Barbault, R. (1974a): Le régime alimentaire des amphibiens de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). — Bulletin de I. F. A. N. sér. A, 36: 952—972.

Barbault, R. (1974b): Observations écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Structure de l'herpétocénose. — Bull. Ecol. 5: 7—25.

Bles, J. (1907): Notes on anuran development; *Paludicola*, *Hemisus* and *Phyllomedusa*. — In: Kerr, J. G. (ed.): The Work of John Samuel Budgett, Cambridge Univ. Press, Cambridge: 443—458 + Taf. XXII—XXVII.

Bourquin, O. (1985): A note on *Hemisus marmoratum*, compiled from the narrative of D. J. Bourquin. — S. Afr. J. Sci. 81: 210.

Broadley, D. G. (1971): The reptiles and amphibians of Zambia. — The Puku 6: 1—143.

Duellman, W. E. (1993): Amphibian species of the world: additions and corrections. — Univ. Kans. Mus. Nat. Hist., spec. publ. 21: 1—372.

Duellman, W. E. & L. Trueb (1986): Biology of amphibians. — Mc Graw Hill Publ. Comp., New York, 670 S.

Frost, D. R. (ed.) (1985): Amphibian species of the world, a taxonomic and geographical reference. — The Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas, 732 S.

Frost, D. R. & J. M. Savage (1987): Gender of *Hemisus* and correct formation of the family-group name. — J. Herpetol. Ass. Afr. 33: 24.

Guibé, J. & M. Lamotte (1958): La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, XII. Batraciens (sauf *Arthroleptis*, *Phrynobatrachus* et *Hyperolius*). — Mem. de l'I. F. A. N. 53: 241—273.

Hughes, B. (1988): Herpetology in Ghana (West Africa). — Br. Herpetol. Soc. Bull. 25: 29—38.

Inger, R. F. & H. K. Varis (1986): Larval transport in a Bornean ranid frog. — Copeia 1986 (2): 523—525.

Joger, U. (1990): The herpetofauna of the Central African Republic, with description of a new species of *Rhinotyphlops* (Serpentes: Typhlopidae). — In: Peters, G. & R. Hutterer (eds.): Vertebrates in the tropics, Museum Alexander Koenig, Bonn, 85—102.

Kronberg (Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit) (1979): Gegenwärtiger Status der Comoé- und Tai-Nationalparks sowie des Azagny-Reservats und Vorschläge zu deren Erhaltung und Entwicklung zur Förderung des Tourismus. — PN: 73.2085.6, Band II: Comoé-Nationalpark, Teil 1: Bestandsaufnahme der ökologischen und biologischen Verhältnisse, 236 S.

Lambiris, A. J. L. (1989): The frogs of Zimbabwe. — Museo Regionale di Science Naturali Torino, Monografia X, 247 S.

Lamotte, M. (1966): Types de répartition géographique de quelques batraciens dans l'Ouest africain. — Bulletin de I. F. A. N., sér. A, 28 (3): 1140—1148.

Lamotte, M. (1967): Les batraciens de la région de Gpakobo (Côte d'Ivoire). — Bulletin de I. F. A. N., sér. A, 29 (1): 218—294.

Lamotte, M. (1983): Amphibians in savanna ecosystems. — In: Boulière, F. (ed.): Ecosystems of the World 13, Tropical Savannas, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 313—323.

Lamotte, M. & J. Lescure (1977): Tendances adaptives a l'affranchissement du milieu aquatique chez les amphibiens anoures. — Terre Vie 31: 225—311.

Lanza, B. (1978): On some new or interesting East African amphibians and reptiles. — Monit. Zool. Ital., N. S. Suppl. 14: 229—297.

Laurent, R. F. (1972): Tentative revision of the genus *Hemisus* Günther. — Annls Mus. r. Afrique cent. 194: 1—67.

Lee, A. K. (1967): Studies in Australian Amphibia, II. Taxonomy, ecology, and evolution of the genus *Heleioporus* Gray (Anura: Leptodactylidae). — Aust. J. Zool. 15: 367—439.

Loveridge, A. (1942): Scientific results of a fourth expedition to forested areas in East & Central Africa, V Amphibians. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 91: 375—443.

Loveridge, A. (1976): Strategies of water conservation in Southern African frogs. — Zoologica Africana 11: 319—333.

Mühlenberg, M. & B. Steinhauer (1981): Parc National de la Comoé, Guide touristique, Colordruck, Heidelberg, 45 S.

Obst, F. J., K. Richter & U. Jakob (1984): Lexikon der Terraristik und Herpetologie, Landbuch Verlag, Hannover, 466 S.

Passmore, N. I. & V. C. Carruthers (1979): South African frogs. — Witwatersrand University Press, Johannesburg, 270 S.

Perret, J.-L. (1966): Les amphibiens du Cameroun. — Zool. Jb. Syst. 8: 289—464.

Porembski, S. (1991): Beiträge zur Pflanzenwelt des Comoé-Nationalparks (Elfenbeinküste). — Natur und Museum, Frankfurt a. M. 121 (3): 61—83.

Poynton, J. C. & D. G. Broadley (1985): Amphibia Zambesiaca I. Scolecomorphidae, Pipidae, Microhylidae, Hemisidae, Arthroleptidae. — Ann. Natal Mus. 26: 503—553.

Salthe, S. N. & J. S. Mecham (1974): Reproductive and courtship patterns. — In: Lofts, B. (ed.): Physiology of the Amphibia, Vol. II, Academic Press, New York und London, 309—521.

Savage, J. M. (1973): The geographic distribution of frogs: Patterns and predations. — In: Vial, J. L. (ed.): Evolutionary biology of the anurans, Contemporary research on major problems, University of Missouri Press, 351—445.

Schiotz, A. (1963): The amphibians of Nigeria. — Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren. 125: 1—101.

Schiotz, A. (1964): The voices of some West African amphibians. — Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren 127: 35—83.

Schiotz, A. (1967): The treefrogs (Rhacophoride) of West Africa. — Spolia zool. Mus. haum 25: 1—346.

Schiotz, A. (1969): The Amphibia of West Africa: A Review. — Niger. Fld. 34: 4—17.

Stewart, M. M. (1967): Amphibians of Malawi. — State University of New York Press, 164 S.

Van Dijk, D. E. (1982): Anuran distribution, rainfall and soils in Southern Africa. — S. Afr. J. Sci. 78: 401—406.

Van Dijk, D. E. (1985): *Hemisus marmoratum* adults reported to carry tadpoles. — S. Afr. J. Sci. 81: 209—210.

Wager, V. A. (1929): The breeding habits and life-histories of some of the Transvaal amphibia II. — Trans. R. Soc. S. Afr. 17: 125—135.

Wager, V. A. (1952): The Burrowing Frog (*Hemisus marmoratum*). — Afr. Wildlife 6 (4): 349—354.

Wager, V. A. (1958): The Spotted Burrowing Frog (*Hemisus guttatum*). — Afr. Wildlife 12 (3): 201—205.

Wager, V. A. (1965): A guide to South African frogs. — Central Press, Durban, 28 S.

Wager, V. A. (1986): Frogs of South Africa. — Delta Books, Durban, 183 S.

Walker, R. B. (1968): The amphibians of Zaria, in the northern Guinea savannah, Nigeria. — Copeia 1968 (1): 164—167.

Wells, K. D. (1977): The social behaviour of anuran amphibians. — Anim. Behav. 25: 666—693.

Zug, G. R. (1987): Amphibians and reptiles of the Outamba-Kilimi Region, Sierra Leone. — J. Herpetol. Ass. Afr. 33: 1—4.

Mark-Oliver Rödel, Marko Spieler, Karsten Grabow, Christoph Böckheler, Lehrstuhl Zoologie III, Am Hubland, D-97074 Würzburg.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 3—4	S. 209—223	Bonn, Mai 1995

Zur Bockkäferfauna von Togo
I. Parandrinae, Prioninae, Cerambycinae (Col., Cerambycidae)

Karl Adlbauer & Riccardo Mourglia

Abstract. 56 species of Cerambycidae (Parandrinae, Prioninae, Cerambycinae) are recorded from Togo, of which 31 have been found for the first time. 3 species, *Duffyoemida gracilis* sp.n., *Stenhomalus togoensis* sp. n. and *Philomeces agouensis* sp. n. are described as new to science. *Bouchardius nigerrimus* Quentin & Villiers, 1980 is a new synonym of *Cerasphorus minutus* Quentin & Villiers, 1980 and *Carinoclytus reichenowi* Quedenfeldt, 1883 is shown to be a synonym of *Carinoclytus semiruber* Quedenfeldt, 1882.

Key words. Coleoptera, Cerambycidae, Togo. *Duffyoemida gracilis* sp. n., *Stenhomalus togoensis* sp. n., *Philomeces agouensis* sp. n.

Einleitung

Togo gehört nicht zu jenen Ländern Schwarzafrikas, die einen guten oder sogar sehr guten Erforschungsstand in Bezug auf die Bockkäferfauna aufzuweisen haben. Wenngleich eine Vielzahl von taxonomischen Arbeiten, in denen Togo auch Berücksichtigung findet, existiert, sind Publikationen zur Fauna Togos nur selten erstellt worden. Neben der primär vom wirtschaftlichen Standpunkt geprägten Studie von Aulmann & La Baume (1911), die Togo nur mitberücksichtigt, sind besonders die Arbeiten von Kolbe (1893) und Lepesme (1952) zu nennen.

In der vorliegenden Studie werden die Bockkäfer ohne Lamiinae behandelt, dabei werden 56 Arten aufgelistet, 31 davon werden zum ersten Mal für Togo nachgewiesen, 3 Arten werden neu beschrieben.

Grundlage für diese Zusammenstellung waren eine Sammelreise von R. Mourglia vom 12.—18. 4. 1985 (von Burkina Faso kommend) zum Beginn der Frühjahrsregenzeit, und eine weitere vom 1.—28. 10. 1990 von K. u. F. Adlbauer. Bei dieser zweiten Sammelreise wurde besonders der Süden besammelt, etwa ab dem Mittelteil Togos. Von Fazao nach N zu war die herbstliche kleinere Regenzeit bereits abgeklungen und dementsprechend waren auch so gut wie keine Cerambyciden mehr zu finden. Einzelne Arten — besonders in der coll. Mourglia — sind von J. M. Bousquet, R. Giannatelli, Dr. G. Sabatinelli, K. Werner oder auch von lokalen Sammlern gesammelt worden.

Determiniert wurden die Arten — wenn nicht anders vermerkt — von den Sammlern K. Adlbauer bzw. R. Mourglia.

Das Untersuchungsgebiet

Der äußerste Norden Togos hat Anteil an der Sudan-Savanne (Trockensavanne), während der allergrößte Teil Togos, bis zur Meeresküste, der typischen Guinea-Savanne (Feuchtsavanne) zuzurechnen ist (Abb. 2 und 3). Nur ein kleiner Bereich in der südlichen Hälfte im Grenzbereich zu Ghana weist Regenwaldvegetation auf, die dem „trocken-halbimmergrünen Typ" zugerechnet wird (Martin 1989, Wagner et al. 1991) (Abb. 4 und 5). In Togo (und Benin) wird der westafrikanische Regenwaldgürtel durch die sogenannte Dahomey-Lücke in einen westlichen und einen östlichen Waldblock geteilt. Die Ausdehnung des im Bergland im Grenzbereich zu Ghana liegenden Waldanteils wird von Martin (1989) mit knapp 3000 km² angegeben. Wie eigene Beobachtungen gezeigt haben, ist diese Annahme jedoch viel zu optimistisch: Der größte Teil des Regenwaldgebietes ist entweder gerodet, oder es wurden im Unterwuchs der Wälder Plantagen angelegt. Die in Togo immer noch übliche Brandrodung überstehen die größeren Bäume scheinbar unbeschadet — sie sind aber an der Stammbasis angekohlt, stehen nun exponiert und fallen dann nach mehr oder weniger kurzer Zeit Stürmen und Unwettern zum Opfer. Auch dort, wo Bäume noch relativ dicht stehen und einen geschlossenen Wald vortäuschen, ist durch das Anlegen von Kulturen zwischen den Bäumen (Kashawa, Kaffee, Kakau, Bananen, etc.) der Regenwaldcharakter verschwunden. Ursprüngliche Verhältnisse, die sich auch durch die nachgewiesenen Cerambyciden manifestieren, sind nahezu nur noch in steilen, unzugänglichen Bereichen vorzufinden (z. B. Cascade de Kpimé, Cascade d'Akloa, Akposso-Abhänge) oder aber in Naturschutzgebieten, wie z. B. um Fazao.

Liste der Fundorte (Abb. 1)

Amlamé = 6
Anié = 3
Atakpamé = 5
Badou = 4
Blitta = 2
Cascade de Kpimé = 8
Fazao = 1
Glei = 7
Kloto/Missahoe = 9
Kpalimé = 10
Lomé = 12
Mt Agou = 11

Der Fundort „Kolate, Kuma-Konda" ist uns nicht bekannt, er bezieht sich jedenfalls auf die Umg. von Kpalimé.

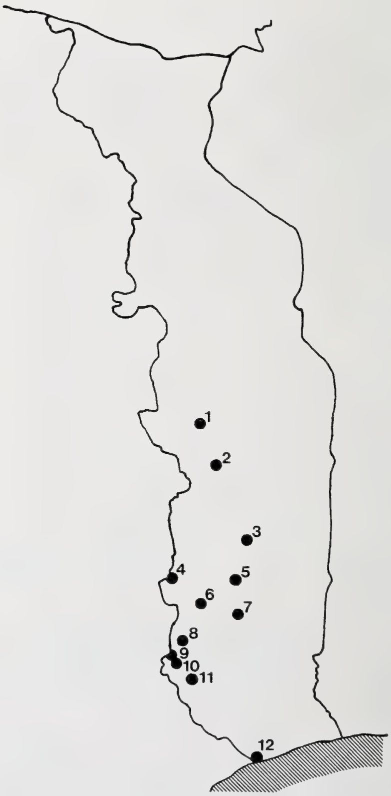


Abb. 1: Lage der Fundpunkte in Togo.

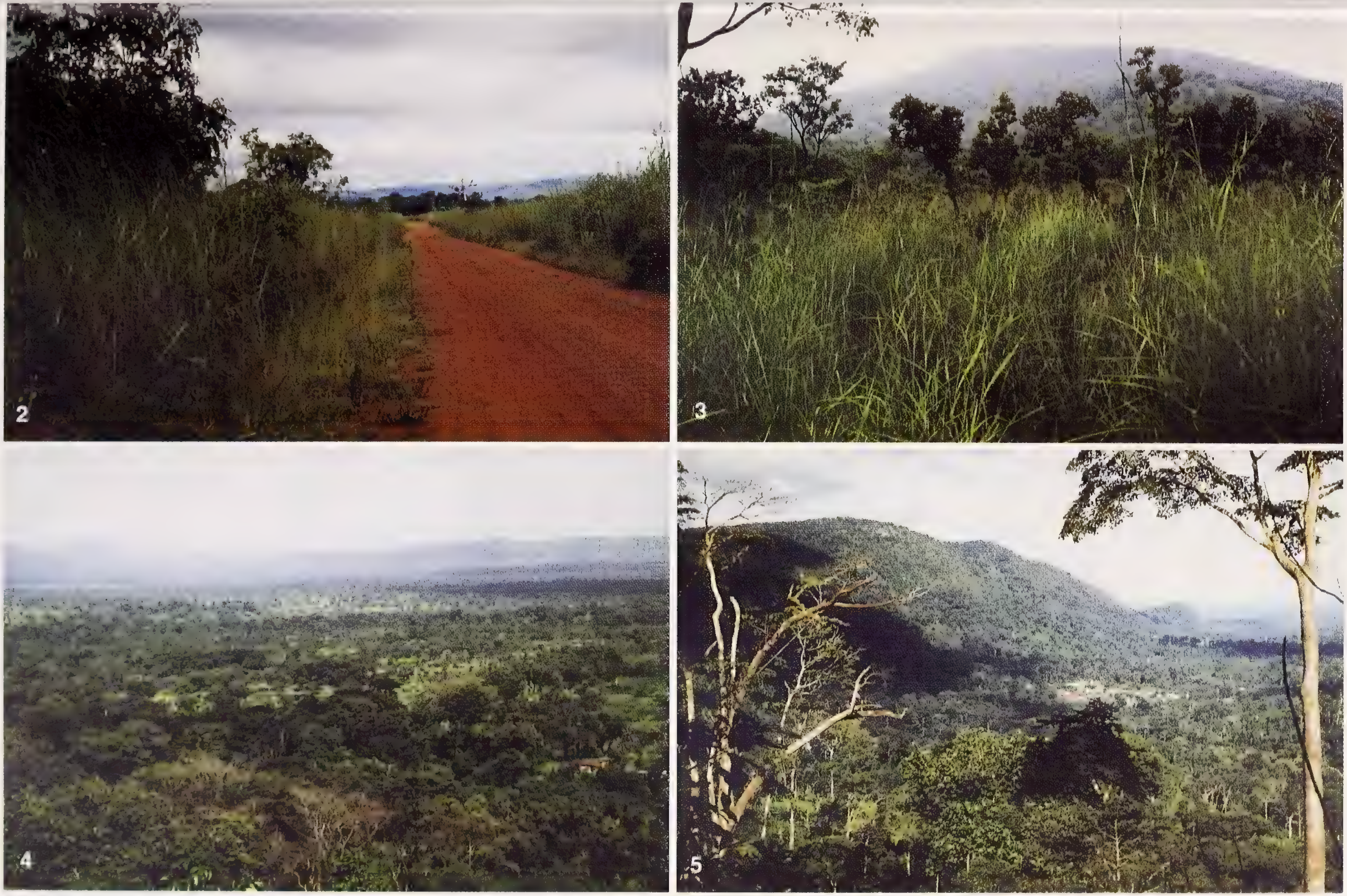


Abb. 2—5: Landschaften in Togo. — 2: Savannenlandschaft östlich von Atakpamé. — 3: Typische Guinea-Savanne SO Fazao. — 4: Übergangszone von Regenwald- zur Savannenvegetation. Blick vom Akposso-Massiv W Atakpamé nach NO. — 5: Bergland im Umfeld der Missahoe. Blick in Richtung Kpalimé (nicht sichtbar).

Die nachgewiesenen Arten

Abkürzungen: KFA = K. u. F. Adlbauer leg., in coll. Adlbauer, RM = R. Mourglia leg., (RM) = in coll. R. Mourglia, coll. A = in coll. Adlbauer (Joanneum).

Parandinae

Parandra gabonica Thomson, 1858
Missahoe, 800 m, 25. 10. 1990, 1 ♂ u. eine Puppe unter Rinde, KFA. — Die recht variable Art ist über das gesamte tropische Afrika verbreitet, von Senegal bis Kenya und Südafrika, auch von den Komoren wurde sie gemeldet. Als Wirtspflanzen wurden *Albizia*, *Antiaris*, *Celtis*, *Chaetacme*, *Funtumia* und *Schefflera* festgestellt (Duffy 1957 und 1980, Santos Ferreira 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Prioninae

Mallodontini

Mallodon downesi Hope, 1843
Kloto, 800 m, 2. u. 7. 10. 1990; Cascade de Kpimé, 4., 13. u. 22. 10. 1990; Badou, 12. 10. 1990; Atakpamé, 15., 18. u. 19. 10. 1990, insgesamt 8 ♂ 3 ♀, Lichtanflug oder unter Rinde, KFA. — Die Verbreitung dieser großen und häufigen Prionine deckt sich nahezu mit der der vorigen Art, zusätzlich bewohnt *Mallodon downesi* noch Madagaskar. Die zahlreichen Angaben zur Biologie dieses polyphagen Käfers fassen Teocchi & Mourglia (1986) zusammen.

Ergatini

Eudianodes swanzyi Pascoe, 1868
Missahoe, 4. 1989, 1 ♀, (RM); Kpalimé, 4. 1989, 1 ♂, (RM). — *Eudianodes swanzyi* ist von Guinea, der Elfenbeinküste, Ghana, Nigeria, Kamerun, Gabun, Kongo, Zaire und Uganda bekannt (Gilmour 1956, Quentin & Villiers 1977). Als Wirtspflanzen werden *Celtis* und *Lasiodiscus* genannt (Duffy 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Apocaulus foveiceps (Harold, 1878)
Kpalimé, 5. 1985, 1 ♂ ♀ Bousquet leg., (RM); 5. 1989, 1 ♀, coll. A; Kolata, Kuma-Konda, 570 m, 1. 1988, 1 ♂, Giannatelli leg., (RM); Cascade de Kpimé, 4. 10. 1990, 1 Überrest unter Rinde, KFA. — Von Guinea (Mt Nimba) bis Uganda und Äthiopien, nach Süden bis NE-Angola und Tanzania reicht das Verbreitungsgebiet von *Apocaulus foveiceps,* als Wirtspflanzen wurden *Aningeria*, *Celtis*, *Entandrophragma* und *Ficus* festgestellt (Quentin & Villiers 1977, Duffy 1957 und 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Macrotomini

Aulacopus reticulatus Serville, 1832
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 4♂ ♀, RM (RM); 1 ♀ coll. A. — Der größte Teil Schwarzafrikas, von Senegal bis Äthiopien, nach Süden bis Angola bzw. Natal, wird von *Aulacopus reticulatus* bewohnt. *Sterculia* wurde als Wirtspflanze festgestellt (Duffy 1957 und 1980).

Navosomopsis feisthameli (Buquet, 1860)
Kpalimé, 3. 1986, 1 ♀ Werner leg., (RM); Kolate, Kuma-Konda, 570 m, 1. 1988, 2 ♀, Giannatelli leg., (RM). — Als typische Art der west- und zentralafrikanischen Regenwälder kommt *Navosomopsis feisthameli* von Guinea bis zur Rep. Zentralafrika, Zaire und Uganda, sowie bis Angola vor (Quentin & Villiers 1978). Duffy 1980 führt als Wirtspflanze *Cynometra* an.

Erste Meldung aus Togo.

Prionotoma gregaria (Thomson, 1877)
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 2 ♀, RM, (RM). — *Prionotoma gregaria* wird von Quentin & Villiers (1978) für Westafrika, von Senegal bis NE-Zaire angegeben.

Erste Meldung aus Togo.

Prionotoma jordani (Lameere, 1903)
S. Badou, 20. 10. 1990, 1 ♀ Lichtanflug, KFA. — Als Tier der Guinea-Zone ist *Prionotoma jordani* von S-Senegal bis Zaire und Burundi, nach Süden bis Angola bekannt. *Ceiba* wurde als bisher einzige Wirtspflanze festgestellt. (Adlbauer 1993).

Erste Meldung aus Togo.

Acanthophorini

Tithoes maculatus maculatus (Fabricius, 1792)
Atakpamé, 7. 1984, 1 ♂, Werner leg., (RM); Kloto/Missahoe, 1990, 4 ♂ von einheimischen Sammlern, coll. A. — Die Tiere entsprechen eindeutig der ssp. *maculatus* (Fabricius, 1792) — nicht der ssp. *yolofus* (Dalman, 1817), die als ein Element der westafrikanischen Waldzone im mittleren und südlichen Teil Togos zu erwarten wäre und auch von dort bekannt ist (Lameere 1903 und 1910, Gilmour 1956, Quentin & Villiers 1983). Die ssp. *maculatus* soll als Tier der Sahelzone und der Sudan-Savanne nur im Norden Togos vorkommen.

Die Bestimmung ist nach den älteren Autoren (Lameere 1903 und 1910, Gilmour 1956) etwas problematisch — dank dem Entgegenkommen von Herrn Fredrik Ronquist, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, war es aber möglich, den Holotypus von *T. maculatus yolofus* studieren und damit die Bestimmung absichern zu können.

Für *T. maculatus* werden *Coffea*, *Croton*, *Cupressus*, *Pithosporum* und *Theobroma* als Wirtspflanzen gemeldet (Duffy 1957 und 1980).

Ceratocentrus spinicornis (Fabricius, 1792)
Kpalimé, 5. 1986, 1 ♂ Bousquet leg., (RM); Cascade de Kpimé, 22. 10. 1990, 1 ♂ Lichtanflug, KFA. — Von S-Senegal bis Uganda und Angola reicht das mehr oder weniger geschlossene Areal von *C. spinicornis*, aus Kenya und Tanzania wurde die Art aber ebenfalls gemeldet (Duffy 1957, Quentin & Villiers 1983). Als Wirtspflanzen werden *Antiaris*, *Albizia*, *Bosqueia*, *Cupressus*, *Eriocoelum*, *Lophira*, *Phialodiscus* und *Sapium* angegeben (Duffy 1957 und 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Cerambycinae

Smodicini

Holorusius perrieri Fairmaire, 1898
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 4 ♂ ♀, RM, (RM). — Der relativ häufige, orangerote Käfer, der auch unter den Synonymen *Zamium laevicolle* Jordan, 1904 und *Parandroeme brunnea* Aurivillius, 1908 Eingang in die Literatur fand, wird von Guinea, Niger, der Elfenbeinküste, Ghana, Kamerun, der Rep. Zentralafrika, Uganda, Kenya, Tanzania, Angola, Zimbabwe, Mocambique, Südafrika und Madagaskar gemeldet. *Entandrophragma*, *Eucalyptus* und *Khaya* wurden als Wirtspflanzen genannt (Duffy 1957, Ferreira & Veiga Ferreira 1959, Veiga Ferreira 1964, Martins 1976, Quentin & Villiers 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Oemini

Noserius strigosus (Gyllenhal, 1817)
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 5 ♂ ♀, RM, (RM). — Lepesme & Breuning (1955) melden *Noserius strigosus* von Senegal, W-Sahara, Niger-Tschad, Sierra Leone und Fr. Guinea. Duffy (1957) und Veiga Ferreira (1964) geben als Areal hingegen neben Sierra Leone auch noch Kenya, Uganda, Mocambique, Botswana und Südafrika (Transvaal, Natal, Kap) an, weiters melden Fuchs (1969) und Quentin & Villiers (1980) noch die Elfenbeinküste. Duffy (1957) sieht die beiden Arten *N. strigosus* und *Tibestia dallonii* Peyerimhoff, 1936 als eine Art und gibt als Verbreitungsgebiet Algerien, Marokko und die Sahara an, aber auch Sierra Leone.

Villiers (1982) sieht keinen Grund, die Gattung *Tibestia* als eigenständiges Genus zu sehen, wie Martins (1980) dies tut, und schlägt als Gattungsnamen *Hypoeschrus* vor — dieser Name ist aber nach Martins (1980) ein Synonym von *Noserius*.

Die exakte Bestimmung der *Noserius*-Arten ist kein einfaches Unterfangen; die oben skizzierten Verbreitungsangaben sind bestimmt mit einem gewissen Vorbehalt zu betrachten. Als Wirtspflanzen werden *Acacia*-Arten von Duffy (1957 und 1980) mitgeteilt.

Erste Meldung aus Togo.

Coptoeme depressa Klug, 1835
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 2 ♂ ♀, RM (RM). — Aus Senegal, Ghana, Niger, Sudan, Kamerun und der Insel Principe ist *Coptoeme depressa* bekannt (Quentin & Villiers 1980, Adlbauer 1993).
Erste Meldung aus Togo.

Paroeme flava (Thomson, 1858)
Missahoe, 600 m, 25. 10. 1990, 1 ♀ auf Baumstrunk, unter abgesplittertem Span, KFA. — Als ein Tier der Sudan- und Guinea-Zone wurde *Paroeme flava* von Mali, Sudan, der Elfenbeinküste, Nigeria (?), Kamerun, dem Golf von Guinea, Kongo und Zaire nachgewiesen. Die Angabe für Nigeria könnte sich aber auch auf die nachfolgende Art beziehen. Als Wirtspflanze melden Mayné & Donis (1962) *Nauclea*.
Erste Meldung aus Togo.

Paroeme inermis Jordan, 1903
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 4 ♂ ♀, RM, (RM). — *Paroeme inermis* wurde von Breuning (1962) als Synonym zu *P. flava* gestellt, Villiers (1982) erhebt in der Folge das Taxon wieder zur validen Art. Bekannt wurde *P. inermis* aus der Elfenbeinküste, S-Nigeria, Gabun und Zaire.
Erste Meldung aus Togo.

Paroeme nigripes Aurivillius, 1907
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 5 ♂ ♀, RM, (RM). — In der Literatur werden Senegal, Niger, Nigeria, die Rep. Zentralafrika, Sudan und Zaire als Areal gemeldet.
Erste Meldung aus Togo.

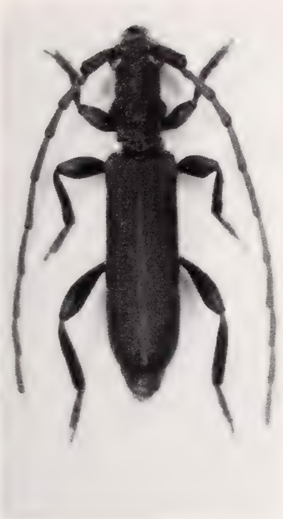
Duffyoemida gracilis Adlbauer, sp. n.
Holotypus ♂: Akloa S Badou, 11. 10. 1990, geklopft. Paratypus ♀ mit denselben Daten, beide KFA.

Der *Duffyoemida impunctipennis* (Duffy, 1955) sehr ähnlich und nur durch wenige Merkmale von dieser Art abweichend.
Größe: ♂ 6,5 mm (ohne Pygidium), ♀ 6 mm.
Färbung: Körper dunkelbraun, die Stirn, das vordere Beinpaar und die Antennen vom Pedicellus an hellbraun. Auf den Elytren sind die Schultern und die Sutur heller braun.
Kopf: Die Antennen sind beim ♂ nur geringfügig länger als der Körper — sie überragen ihn mit etwa eineinhalb Antennengliedern. Beim ♀ sind die Antennen etwa so lang wie der Körper.
Pronotum: Die Lateralhöckerchen erscheinen etwas gerundeter als bei *D. impunctipennis*, nicht so konisch dreieckig.
Beine: Die Hintertibien sind beim ♂ sehr dick, im Querschnitt breit oval, nahezu rund. Beim ♀ sind sie normal (flach).
In den übrigen Merkmalen mit der Vergleichsart übereinstimmend.

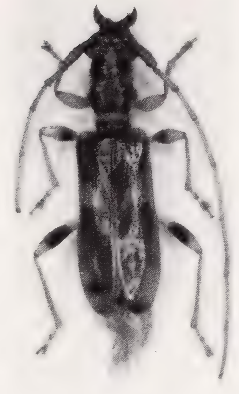
Duffyoemida gracilis sp. n. unterscheidet sich von *D. impunctipennis* am augenscheinlichsten durch die im männlichen Geschlecht dick aufgetriebenen Hinterschienen, weiters durch die dunkelbraune Grundfärbung mit hellen Schultern und Sutur, die kürzeren Antennen, bei denen die Antennenglieder 5 - 6 - 7 nahezu gleich lang sind und die stärker gerundeten seitlichen Pronotumhöckerchen.

D. impunctipennis ist einheitlich rotbraun gefärbt, gelegentlich sind die Antennen etwas heller, die Sutur ist auch hier mitunter etwas heller gefärbt. Die Antennen überragen den Körper bei den ♂ etwa um drei—dreieinhalb Antennenglieder, bei den ♀ sind sie ca. so lang wie der Körper. Das 6. und 7. Antennenglied ist deutlich länger als das 5. Schließlich sind die Hinterschienen bei beiden Geschlechtern zwar leicht verbreitert, aber flach und nicht dick aufgetrieben.

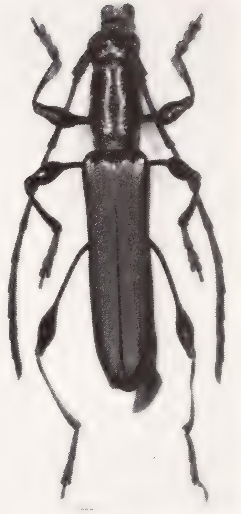
Die Größe wird von Duffy (1955) mit 10 mm angegeben, Martins (1977) enthält sich einer Größenangabe. Uns liegt eine Serie von Zentralafrika vor (La Maboke, 1970, P. Teocchi leg., z. T. gezüchtet aus *Celtis zenkeri*), coll. Adlbauer und Mourglia, diese Exemplare schwanken in der Größe zwischen 6 und 10 mm. Bekannt ist *D. impunctipennis* von Kamerun, Zentralafrika (siehe oben) Burundi und Uganda.



6



7



8

Abb. 6: *Duffyoemida gracilis* sp. n., ♂, Holotypus. — Abb. 7: *Stenhomalus togoensis* sp. n., ♀, Holotypus. — Abb. 8: *Philomeces agouensis* sp. n., ♂, Holotypus (Fotos: K. Adlbauer).

Paracalybistum villiersi Lepesme, 1952
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 12 ♂ ♀, RM, (RM) und coll. A. — Diese auf Dahomey (=Benin) und Guinea beschriebene Art wird von Mourglia (1989) auch aus Togo gemeldet.

Listrocerus bicolor (Lepesme, 1950)
Mt Agou, 950 m, 9. 10. 1990, 1 ♀; Missahoe, 750 m, 25. 10. 1990, 1 ♂ ♀, alle von trockenen Ästen geklopft, KFA. — Bisher ist *Listrocerus bicolor* von Sierra Leone, der Elfenbeinküste und Ghana bekannt geworden (Fuchs 1974, Teocchi & Mourglia 1986).

Erste Meldung aus Togo.

Xystrocerini

Xystrocera vittata (Fabricius, 1792)
Anié, 20. 4. 1989, 1 ♀ Giannatelli leg., (RM). — Wie Martins (1980) ausführt, ist *Xystrocera vittata* eine ausschließlich westafrikanische Art, die von Senegal bis Kamerun und Kongo vorkommt, alle Angaben für Ost- oder Südafrika beziehen sich auf die vikariierende *X. dispar* Fahreus, 1872. Die beiden Taxa wurden in der Vergangenheit oftmals verwechselt oder auch als eine Art gesehen — zuletzt noch von Teocchi & Mourglia (1986) bzw. Mourglia & Teocchi (1990).

Cerambycini

Plocaederus viridescens Atkinson, 1953
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 2 ♂ ♀, RM, (RM). — Sama führt 1991 für die afrikanischen Arten der Gattung *Plocaederus* den Genusnamen *Neoplocaederus* ein. Wir folgen hier der Auffassung von Holzschuh (1993) und ziehen den althergebrachten Namen vor. Als Bewohner der Guinea-Zone ist *P. viridescens* von Senegal, Gambia, Sierra Leone, der Elfenbeinküste, Ghana und Zaire bekannt geworden. *Terminalia* wurde als Wirtssubstrat festgestellt (Adlbauer 1993).

Erste Meldung aus Togo.

Plocaederus viridipennis Hope, 1843
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 1 ♀, RM, (RM); Kolate, Kuma-Konda, 570 m, 1. 1988, 1 ♀ (RM). — Eine ähnliche Verbreitung wie die vorige Art weist *Plocaederus viridipennis* auf, die Art

wurde von Guinea Bissau, Sierra Leone, der Elfenbeinküste, Togo, Benin, Nigeria, der Rep. Zentralafrika, Kongo, Angola und Uganda bekannt. Die Larve wurde in einer großen Zahl von Wirtspflanzen festgestellt, eine Zusammenfassung der bekannten biologischen Daten geben Brivio (1958) und Teocchi & Mourglia (1986).

Plocaederus denticornis (Fabricius, 1801)
Kolate, Kuma-Konda, 570 m, 1. 1988, 1 ♀, (RM). — *Plocaederus denticornis* ist über nahezu ganz Schwarzafrika verbreitet — von Senegal bis Südafrika (Transvaal) wurde die Art nachgewiesen; die Meldungen für Saudi Arabien beziehen sich nach Holzschuh (1993) auf andere Arten. *Coffea* und *Ricinodendron* wurden als Wirtspflanzen festgestellt (Duffy 1957 und 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Plocaederus fucatus Thomson, 1858
Kpalimé, 3. 1986, 1 ♂ Werner leg., (RM); 4. 4. 1988, 1 ♂, coll. A; Kolate, Kuma-Konda, 570 m, 1. 1988, 4 ♂ ♀, (RM).— Das bekannte Verbreitungsgebiet reicht von Ghana über Nigeria, Gabun, Kongo und Zaire bis Uganda. *Lannea*, *Lovoa* und *Ricinodendron* sind bekannte Wirtspflanzen (Duffy 1957 und 1980, Ferreira & Veiga Ferreira 1959, Wagner et al. 1991).

Erste Meldung aus Togo.

Derolus arciferus (Gahan, 1891).
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 2 ♂ ♀, RM, (RM). — Von Senegal, Guinea, der Elfenbeinküste, Togo, Niger, der Rep. Zentralafrika, Zaire, Angola, Tanzania, Moçambique und Südafrika ist *Derolus arciferus* bekannt (Lepesme & Breuning 1956 und 1958, Ferreira & Veiga Ferreira 1959, Veiga Ferreira 1964).

Derolus subaureus Jordan, 1894
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 7 ♂ ♀, RM, (RM). — Von *Derolus subaureus* ist bis jetzt eine im wesentlichen zentral- und ostafrikanische Verbreitung bekannt: Zaire, die Rep. Zentralafrika, Äthiopien, Malawi, Zimbabwe und Südafrika werden von dem Tier bewohnt (Lepesme & Breuning 1958, Ferreira & Veiga Ferreira 1959). Villiers (1959) meldet die Art allerdings auch aus Angola.

Erste Meldung aus Togo.

Derolus femorellus Chevrolat, 1856
Kolate, Kuma-Konda, 570 m, 1. 1988, 1 ♂, (RM); Missahoe, 10. 1989, 2 ♂ ♀ Bousquet leg., (RM). — Der Käfer wurde aus Sierra Leone, der Elfenbeinküste, Nigeria und Zaire gemeldet (Lepesme & Breuning 1958, Ferreira & Veiga Ferreira 1959).

Erste Meldung aus Togo.

Dissaporus cachani Lepesme & Breuning, 1958
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 3 ♂ ♀, RM, (RM). — *Dissaporus cachani* wurde bisher nur aus der Elfenbeinküste und Ghana bekannt (Lepesme & Breuning 1958, Fuchs 1969 und 1974).

Erste Meldung aus Togo.

Dissaporus mythicus (Gyllenhal, 1817)
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 4 ♂ ♀, RM, (RM). — Der unscheinbare Bockkäfer ist von „Haut Sénegal-Niger", Sierra Leone und Zaire bekannt geworden (Lepesme & Breuning 1958).

Erste Meldung aus Togo.

Djabiria geniculata Duvivier, 1891
Kpalimé, 700 m, 5. 1989, 1 ♀ Giannatelli leg., (RM). — Bisher sind Funde von *Djabiria geniculata* nur von Zaire bekannt geworden (Ferreira & Veiga Ferreira 1959).

Erste Meldung aus Togo.

Micrambyx brevicornis Kolbe, 1893
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 2 ♂ ♀, RM, (RM). — Diese bis vor kurzer Zeit nur aus Togo bekannt gewesene Art wurde mittlerweile von der Elfenbeinküste, Kamerun, der Rep. Zentralafrika und Zaire nachgewiesen (Mourglia 1991). Die Jahreszahl 1983 im Titel dieser Arbeit beruht auf einem Druckfehler.

Hesperophanini

Tropicophanes fasciatus (Billberg, 1817)
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 6 ♂ ♀, RM, (RM). — Für die afrikanischen *Hesperophanes*-Arten hat Sama (1991) die Gattung *Tropicophanes* kreiert. Diese Käferart besitzt eine ausgedehnte Verbreitung: von Sierra Leone bis Tschad, Angola, Zaire und Tanzania wurde sie nachgewiesen (Duffy 1980, Teocchi & Mourglia 1986). Als Wirtspflanze wird *Brachystegia* gemeldet (Duffy 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Cerasphorus hirticornis Serville, 1834
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 2 ♂ ♀, RM (RM). — Eine relativ häufige Art mit ausgedehnter Verbreitung ist *Cerasphorus hirticornis.* Von Senegal bis in den zentralafrikanischen Raum reicht das Areal, die Angaben für das zentrale Afrika sind allerdings mit Vorbehalt zu behandeln (Adlbauer 1993). Als Fraßpflanzen für die Larven werden *Albizia*, *Ficus*, *Celtis*, *Cynometra*, *Teclea* und *Tetrapleura* von Teocchi & Mourglia (1986) genannt.

Cerasphorus minutus Quentin & Villiers, 1980
= *Bouchardius nigerrimus* Quentin & Villiers, 1980 = syn. nov.
Anié, 20. 4. 1989, 2 ♂ ♀ Giannatelli leg., (RM), — Ein eingehender Vergleich der Pärchen aus Togo und der Holotypen von *Cerasphorus minutus* und *Bouchardius nigerrimus*, die im Museum d'Histoire naturelle in Paris deponiert sind, von R. Mourglia ergab, daß es sich bei dem als ♀ beschriebenen Exemplar von *B. nigerrimus* tatsächlich um ein ♂ handelt und daß dieses Taxon das ♂ von *C. minutus* ist.

Cerasphorus minutus war bisher nur aus Niger bekannt. Erste Meldung aus Togo.

Phoracanthini

Cordylomera spinicornis (Fabricius, 1775)
Cascade de Kpimé, 4. 10. 1990, 1 ♂ geklopft (ssp. typ.), KFA. — Diese in der Regel sehr häufige Art mit west- bis zentralafrikanischer Verbreitung bewohnt mit ihrer typischen ssp. die Guinea-Zone von Sierra Leone bis Uganda und Angola (Duffy 1952, Teocchi & Mourglia 1986). Die letztgenannten Autoren listen auch eine Vielzahl von nachgewiesenen Wirtspflanzen auf.

Obriini

Mythozoum ustulatum Thomson, 1878
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 1 ♂, RM (RM). — Uns ist diese Art von Senegal, Guinea, der Elfenbeinküste, Ghana, Niger und Kamerun bekannt (Fuchs 1969 und 1974, Quentin & Villiers 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Stenhomalus togoensis Adlbauer, sp. n.
Holotypus ♀: Mt Agou, 950 m, 9. 10. 1990, von dürren Ästen geklopft, KFA.
Größe: ♀ 9 mm (Mandibelspitze—Elytrenapex).
Färbung: Kopf, Pronotum und Körper kastanienbraun bis zimtbraun, Scapus und Pedicellus hellbraun, die restlichen Antennenglieder blaßgelb. Beine blaßgelb, Mittelfemora in der Mitte mit einem schmalen braunen Ring; Hinterfemora mit einem breiten braunen Mittelteil, der etwas mehr dem Knie genähert ist als der Basis. Elytren zimtbraun (an der Basis dunkler, gegen das Ende zu heller) mit blaßgelber Zeichnung: die Basis vom Scutellum zu den Schultern, je ein dreieckiger Fleck vor der Mitte, der am Seitenrand breit ist und gegen die Sutur zu spitz endet, ohne die Sutur selbst zu erreichen; dieser Fleck ist am Seitenrand schmal mit den hellen Schultern verbunden, und ein ovaler Fleck am hinteren Seitenrand vor dem Apex. Weiters ist die Sutur hinter der Mitte (etwa im 3. Viertel) schmal blaßgelb.
Kopf: Glänzend, mäßig fein punktiert, ohne anliegende Tomentierung. Die Antennen erreichen beim ♀ etwa mit der Mitte des 8. Segmentes den Apex der Elytren. Antennenglieder 3—6 jeweils in der Länge zunehmend. Die Glieder 6—8 annähernd gleich lang.
Pronotum: Länger als breit, am Hinterrand schmäler als am Vorderrand, matt, zerstreut punktiert und fein gelblichgrau tomentiert.

Elytren: Unregelmäßig und mäßig dicht punktiert, die Punktierung nur die beiden ersten Drittel einnehmend, das letzte Drittel unpunktiert; stark glänzend und sehr fein weißlichgrau tomentiert.
Mit Ausnahme von Meso- und Metathorax und Abdomen ist der ganze Körper mit mehr oder weniger langen abstehenden goldgelben Haaren besetzt.

Von den bisher bekannten afrikanischen *Stenhomalus*-Arten erreicht nur *S. biocularis* (Thomson, 1878) wie *S. togoensis* spec. nov. eine Größe von 9 mm, jene Art ist aber durch völlig andere Zeichnung leicht von der neuen Art zu unterscheiden.

Für *S. sexmaculatus* (Aurivillius, 1910) und *S. ogoouensis* (Lepesme, 1948) werden 7—8 mm bzw. 7 mm angegeben. Die erste dieser beiden Arten zeichnet sich durch mehr oder weniger in Reihen angeordnete Punktierung in der vorderen Elytrenhälfte aus, außerdem durch andere Zeichnung. Die zweite dieser beiden Arten ist durch die markanten braunen Zeichnungselemente ohne weiteres von der neuen Art zu unterscheiden. Die anderen Arten — *S. duffyi* (Lepesme & Breuning, 1956), *S. basilewsky* (Lepesme & Breuning, 1956), *S. ghesquierei* Quentin, 1956, *S. punctatum* (Fuchs, 1969) und *S. couturieri* Quentin, 1986 — sind nur 3,5—5 mm groß und unterscheiden sich alle durch anders gelagerte Zeichnung.

Plectogasterini

Plectogaster jordani Heath, 1905
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 2 ♂, RM, (RM). — Diese in Größe und Färbung sehr variable Art wurde von Guinea und Sierra Leone bis Zaire nachgewiesen (Quentin & Villiers 1969).

Erste Meldung aus Togo.

Neoclosterus curvipes Heller, 1899
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 4 ♂, RM, (RM); Kpimé Hloma, Kpalimé, 4. 1986, 1 ♂ coll. A. — Aus Togo beschrieben, weist *Neoclosterus curvipes* eine ähnliche Verbreitung auf wie die vorhin behandelte Art. Das Areal erstreckt sich von Sierra Leone über die Rep. Zentralafrika bis Zaire (Quentin & Villiers 1969).

Neoclosterus lujae (Boppe, 1912)
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 1 ♂, RM, (RM). — Auch dieser große Käfer ist ein Bewohner der west- und zentralafrikanischen Wälder. Ferreira & Veiga Ferreira 1959 sowie Quentin & Villiers 1969 führen ihn von der Elfenbeinküste, Kamerun, Gabun, der Rep. Zentralafrika, Zaire und Angola an.

Erste Meldung aus Togo.

Callichromini

Rhopalizus punctulatus Thomson, 1858
Kpalimé, 4. 1989, 2 ♂, (RM). — Nur aus Sierra Leone und Gabun ist *Rhopalizus punctulatus* bisher bekannt gewesen (Mourglia & Teocchi 1990).

Erste Meldung aus Togo.

Chromalizus afer (Linné, 1771)
Cascade de Kpimé, 3. und 4. 10. 1990, 2 ♂ 1 ♀ auf Gebüsch, KFA. — In West- und Zentralafrika weit verbreitet ist *Chromalizus afer.* Von Senegal bis Zaire und Sudan bzw. Angola wurde die Art in einer Vielzahl von Staaten nachgewiesen (Duffy 1957, Ferreira & Veiga Ferreira 1959). Die Art ist ausgeprägt polyphag, Duffy (1957 und 1980) wie auch Mayné & Donis (1962) melden eine Reihe von Wirtspflanzen.

Chromalizus fragrans (Dalman, 1817)
Missahoe, 11. 1987, 1 ♀ Bousquet leg., (RM); Kpalimé, Tokpli, 10. 1989, 1 ♂, (RM). — Die typische ssp. dieser über große Teile Afrikas verbreiteten Art ist von Guinea und Sierra Leone bis Togo und Benin verbreitet (Ferreira & Veiga Ferreira 1959).

Für die ssp. *cranchi* (White, 1853) führt Duffy (1957) als Wirtspflanzen *Coffea* und *Teclea* an. 1980 meldet derselbe Autor für *C. fragrans Canarium*, *Celtis*, *Syzygium*, *Teclea* und *Trichilia* als nachgewiesenes Substrat für die Larve.

Synaptola minor Jordan, 1894
Mt Agou, 600 m, 24. 10. 1990, 1 stark beschädigtes, morbides ♀ in krautiger Vegetation, KFA.

— *Synaptola minor* ist von Sierra Leone, der Elfenbeinküste, Ghana und Togo bekannt (Schmidt 1922, Ferreira & Veiga Ferreira 1959, Fuchs 1969). Hintz (1916) meldet die Art aber auch von O-Zaire.

Philematium festivum (Fabricius, 1775)
Lomé, Strandbereich, 1. 10. 1990, 1 ♀ auf kleiner gelber Blüte (*Tribulus* sp., Cygophyllaceae), KFA. — Von Senegal bis in die Rep. Zentralafrika ist *Philematium festivum* verbreitet, eine Art, die oftmals in den verschiedensten Ländern festgestellt wurde (Ferreira & Veiga Ferreira 1959). Auf die Insel Guatelupe wurde die Art eingeschleppt (Lepesme 1952).

Mecosaspis atripennis (Hope, 1843)
Kolate, Kuma-Konda, 570 m, 10. 1988, 1 ♀, (RM). Kpalimé, Tokpli, 10. 1989, 1 ♀, (RM). — *Mecosaspis atripennis* ist offenbar auf den westafrikanischen Waldblock beschränkt. Gemeldet wurde die Art von Senegal, Guinea, Sierra Leone, Liberia, der Elfenbeinküste, Ghana und Togo (Mourglia & Teocchi 1990).

Phrosyne brevicornis (Fabricius, 1775)
Kpalimé, 3. 1984, 1 ♀ Werner leg., coll. A; Mt Agou, 950 m, 9., 24. und 27. 10. 1990, 5 ♂ 4 ♀ auf kleinen Sträuchern und krautiger Vegetation, KFA. — Die typische ssp. dieser häufigen kleinen Art ist von Senegal bis Uganda, Tanzania und Angola bekannt (Ferreira & Veiga Ferreira 1959). Als Wirtspflanzen werden von Duffy (1957) *Afzelia*, *Albizia*, *Berlinia*, *Haronga*, *Harungana*, *Rauwolfia* und *Xylopia* genannt.

Philomeces phrosynoides Lepesme, 1952
Atakpamé, 18. 10. 1990, 1 ♀ geklopft, KFA. — *Philomeces phrosynoides* ist bisher nur von der Elfenbeinküste und Benin bekannt geworden (Lepesme 1952, Ferreira & Veiga Ferreira 1959, Fuchs 1969).

Erste Meldung aus Togo.

Philomeces agouensis Adlbauer, sp. n.
Holotypus ♂: Mt Agou, 950 m, 24. 10. 1990. Paratypen 1 ♂ 2 ♀: Mt Agou, 950 m, 27. 10. 1990, alle auf blühender *Albizia*, KFA.
Größe: ♂ 11 mm, ♀ 9,5—12 mm.
Färbung: Metallisch grün, Unterseite goldgrün; Antennen und Hinterbeine metallisch blauschwarz, die vorderen Beinpaare schwarz. Die Hintertibien zeigen in 3 von 4 Fällen etwa in der Mitte der Innenseite eine leicht aufgehellte Stelle, die braun erscheint, aber nicht sehr auffallend ist. Die Schultern sind bei einem Paratypus (♂) leicht dunkelviolett gefärbt.
Kopf: Nach vorne verlängert, jedoch nicht besonders lang (Wangen kürzer als die unteren Augenlappen). Stirn mit einer feinen Naht, dicht punktiert und matt. Hinter den Augen ist der Kopf sehr fein und sparsam punktiert, glänzend. Antennen bei den ♂ zur Spitze leicht verdickt, so lang wie der Körper; bei den ♀ sind sie stärker verdickt und erreichen das letzte Viertel der Elytren. Scapus mit vorstehender Außenecke.
Pronotum: Deutlich länger als breit, walzenförmig, hinter der Mitte nur sehr leicht verbreitet; mit deutlichen Punkten sehr sparsam punktiert, wobei die Punkte in der hinteren Hälfte dichter sind als in der vorderen. Die Dichte der Punkte unterliegt einer gewissen Variabilität. Das Pronotum ist glänzend, beim kleinsten ♀ allerdings am wenigsten.
Beine: Wie für die Gattung charakteristisch, Femora mit kräftigen Keulen, die Hinterschienen sind flach und nach unten zu leicht verbreitet.
Scutellum und Elytren: Das Scutellum dreieckig bis fast fünfeckig, glänzend und leicht eingesenkt. Die Elytren dicht chagriniert und matt, ausgenommen an den Schultern, wo sie unpunktiert und glänzend sind. Die schmale Basis, der Seitenrand und der Apex sind feiner chagriniert als die Dorsalfläche; Apex gerundet.
Unterseite: Sehr fein punktiert und glänzend, stellenweise zart und undeutlich weißlich tomentiert.

Von *Philomeces phrosynoides* Lepesme, 1952 (von Benin beschrieben) unterscheidet sich die neue Art durch anders gefärbte Beine; von *P. primoti* Lepesme, 1952 (von der Elfenbeinküste beschrieben) durch größeren Körper, abgerundete Elytren und kräftig grün gefärbte Oberfläche; von *P. gracilipes* (Dalmann, 1817) durch eckig vorstehenden Außenrand des Scapus und Vorhandensein einer Stirnnaht, weiters durch dunkle Tarsen; von *P. albicrus* (Aurivillius, 1907) und *P. rusoscapodus* Schmidt, 1922 durch dunkel gefärbte Beine, anders geformten Scapus und Vorhandensein einer Stirnnaht.

Oxyprosopus viola Jordan, 1894
Mt Agou, 950 m, 24. und 27. 10. 1990, 2 ♂ ♀ auf blühender *Albizia*, KFA. — Von der Elfenbeinküste, Ghana und Togo wurde *Oxyprosopus viola* gemeldet, Kamerun wird mit einem Fragezeichen ebenfalls genannt (Schmidt 1922, Ferreira & Veiga Ferreira 1959).

Oedenoderini

Oedenoderus sphaericollis Chevrolat, 1855
Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 1 ♀, RM, (RM). — Die Gattung *Oedenoderus* wird von Mourglia & Teocchi (1990) zur Tribus Clytini gestellt. *O. sphaericollis* wurde von Nigeria beschrieben und scheint bisher nur von dort bekannt zu sein (Ferreira & Veiga Ferreira 1959).

Erste Meldung aus Togo.

Clytini

Carinoclytus semiruber Quedenfeldt, 1882
= *Carinoclytus reichenowi* Quedenfeldt, 1883 = syn nov. — Cascade de Kpimé, 4. 10. 1990, 1 ♂ auf totem Baumstamm; Glei, 15. 10. 1990, 1 ♂ von kleinem Baum geklopft, in der unmittelbaren Nachbarschaft ein Dürrling; S Badou, 20. 10. 1990, 1 ♀ geklopft; Missahoe, 750 m, 23. 10. 1990, 1 ♀ auf dürrem Ast; alle KFA.

Vom Westen der Elfenbeinküste über den west- und zentralafrikanischen Waldgürtel bis Burundi reicht das bekannte Verbreitungsgebiet von *Carinoclytus semiruber* (Ferreira & Veiga Ferreira 1959). Duffy (1980) und Wagner et al. (1991) melden als Wirtspflanze *Piptadeniastrum*.

Plagionotulus sylvaticus Hintz, 1911
Mt Agou, 800—900 m, 9., 24. und 27. 10. 1990, 4 ♂ 5 ♀ von dürren Ästen geklopft; Cascade de Kpimé, 26. 10. 1990, 1 ♂ geklopft, alle KFA. — *Plagionotulus sylvaticus* ist uns nur vom Ruwenzori in Ost-Zaire bekannt (Ferreira & Veiga Ferreira 1959).

Erste Meldung aus Togo.

Denticerus rossii Mourglia, 1994
Cascade de Kpimé, 22. 10. 1990, 1 ♀ geklopft, KFA. — Die Art wurde von Togo und Sierra Leone beschrieben (Mourglia & Teocchi 1994).

Denticerus rousseti Mourglia, 1994
Cascade de Kpimé, 2. 11. 1990—26. 2. 1991, 4 ♂ 2 ♀ aus *Ficus* gezüchtet, KFA. — *Denticerus rousseti* wurde von Togo, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Kongo und Zaire beschrieben.

Pteroplatini

Amphidesmus apicalis Westwood, 1843
Mt Agou, 950 m, 24. 10. 1990, 1 ♂ auf blühendem großen Busch, gemeinsam mit einer großen Zahl von Lyciden, KFA. — Der offensichtlich nicht häufige Käfer ahmt im Aussehen Lyciden der Gattung *Lycus* nach; die Verbreitung ist noch unzureichend bekannt — *Amphidesmus apicalis* wurde von Liberia, der Elfenbeinküste, Togo, Kongo und Zaire gemeldet (Chamerlat 1958, Ferreira & Veiga Ferreira 1959, Villiers 1968, Duffy 1980). Als Wirtspflanzen werden *Baphia*, *Bridelia*, *Ficus*, *Musanga* und *Vernonia* von Duffy 1957 angeführt.

Diskussion

In der vorliegenden Zusammenstellung fällt der hohe Anteil der bisher aus Togo noch nicht bekannt gewesenen Taxa auf: 31 Arten werden zum ersten Mal aus Togo gemeldet, und drei Arten werden überhaupt neu beschrieben. Zusammen ergibt das einen Anteil von 60,71 %, bei insgesamt 56 nachgewiesenen Cerambyciden (exklusive Lamiinae). Dieser hohe Prozentsatz ist um so überraschender, als die Bockkäferfauna Westafrikas im Ganzen betrachtet nicht mehr als schlecht erforscht bezeichnet werden kann.

Mehrere Gründe können für dieses interessante Untersuchungsergebnis genannt werden:

— Togo wurde als eher kleines Land während und auch nach der französischen Kolonialherrschaft koleopterologisch vernachlässigt, auch gegenwärtig erschweren politische Unruhen die Freilandforschungen.

— Durch die geographische Lage im Bereich der „Dahomey-Lücke", die den afrikanischen Regenwaldgürtel in einen westlichen und östlichen Waldblock teilt, ist einerseits eine auf die Vegetation bezogene Vielfalt gegeben, die sich natürlich auch auf die Entomofauna auswirkt, andererseits kam es hier offensichtlich zur Herausbildung spezifischer Taxa, die nur ein sehr eingeschränktes Verbreitungsgebiet besitzen. Wie Martin (1989) ausführt, besitzen sehr viele Tierarten des westafrikanischen Regenwaldes eine ausgesprochen kleinräumige Verbreitung, auch wenn der Lebensraum wesentlich ausgedehnter ist und einen scheinbar gleichförmigen Aufbau aufweist. Die Gründe dafür sind in der Dynamik der Ausdehnung des afrikanischen Waldgebietes während des Pleistozäns und des Holozäns zu suchen.

— Das im Westen Togos gelegene, ursprünglich dicht bewaldete Bergland, das im leichten Bogen nach Norden zieht, bietet eine Vielzahl ökologischer Nischen. Derartige Bereiche sind in Westafrika nur eher sporadisch vertreten und stets durch eine sehr hohe Artendiversität gekennzeichnet.

Abschließend darf aber auch nicht verschwiegen werden, daß ursprüngliche Vegetationsverhältnisse nur noch in kümmerlichen Resten vorhanden sind (siehe Abschnitt 2), daß mit Sicherheit bereits eine drastische Reduktion der Tierwelt eingesetzt hat und noch fortschreiten wird. Diese Verhältnisse sind leider kein Spezifikum Togos!

Dank

Unser Dank gilt besonders Herrn Fritz Adlbauer für die unermüdliche Unterstützung bei der Freilandtätigkeit und den Herren J. M. Bousquet, R. Giannatelli, Dr. G. Sabattinelli und K. Werner für das Zurverfügungstellen von Tiermaterial.

Zusammenfassung

56 Cerambycidenarten der UF. Parandrinae, Prioninae und Cerambycinae werden aus Togo gemeldet. Bei 31 Arten ist dies der Erstnachweis aus Togo. 3 Arten — *Duffyoemida gracilis* sp. n., *Stenhomalus togoensis* sp. n. und *Philomeces agouensis* sp. n. werden neu beschrieben. *Bouchardius nigerrimus* Quentin & Villiers, 1980 wird als Synonym zu *Cerasphorus minutus* Quentin & Villiers, 1980 gestellt, *Carinoclytus reichenowi* Quedenfeldt, 1883 wird als Synonym von *Carinoclytus semiruber* Quedenfeldt, 1882 erkannt.

Literatur

Adlbauer, K. (1993): Cerambyciden aus Senegambien (Coleoptera: Cerambycidae). — Koleopt. Rdsch., 63: 279—292.

Aulmann, G. & W. La Baume (1911): Die Fauna der deutschen Kolonien V. Die Schädlinge der Kulturpflanzen. Heft 2 Die Schädlinge des Kaffees. — Berlin, 98 pp.

Breuning, S. (1962): Revision du genre *Paroeme* (Col. Cerambycidae). — Bull. I. F. A. N., 24 (4): 1115—1120.

Brivio, P. C. (1958): Contributo alla conoscenza della fauna coleotteriologica della Guinea Portoghese. II — Cerambycidae, Chrysomelidae, Scarabaeidae. — Atti Soc. ital. Sci. nat., 97 (2): 112—119.

Chamerlat, J. (1958): Liste de quelques Cérambyides de Côte d'Ivoire (Col.). — Bull. soc. ent. France, 63: 40—42.

Duffy, E. A. J. (1952): A synopsis of the genus *Cordylomera* Serville (Coleoptera, Cerambycidae). — Ann. Mag. nat. Hist., ser 12, vol. 5 (57): 797—813.

Duffy, E. A. J. (1955): Contributions à l'étude de la faune entomologique du Ruanda-Urundi (Mission P. Basilewsky 1953). XXI. Coleoptera Cerambycidae Cerambycinae. — Ann. mus. Congo Tervuren, 36: 202—215.

Duffy, E. A. J. (1957): A monograph of the immature stages of African timber beetles (Cerambycidae). — British Museum (Natural History), London.

Duffy, E. A. J. (1980): A monograph of the immature stages of African timber beetles (Cerambycidae). Supplement. — Commonwealth Institute of Entomology, London.

Ferreira, M. C. & G. Veiga Ferreira (1959): Catálogo dos Cerambicideos da Regiao Etiópica. II. Parte — Supertribos Disteniina, Asemina, Cerambycina, Auxesina & Lepturina. — Mem. Inst. Invest. cient. Moçambique, I: 77—398.

Fuchs, E. (1969): Contributions à la connaissance de la faune entomologique de la Côte d'Iviore (J. Decelle, 1961—1964). XLI. — Coleptera Cerambycidae Cerambycinae. — Annls Mus. roy. Afr. centr., 175: 343—354.

Fuchs, E. (1974): Cerambyciden (Coleoptera) aus Ghana und Congo-Brazzaville. — Ann. Hist. nat. Mus. Nat. Hung., 66: 219—223.

Gilmour, E. F. (1956): Revision of the "Prioninae" of tropical and South Africa. — Longicornia, 3: 1—252.

Hintz, E. (1916): Coleopteren aus Zentralafrika. VI. Cerambycidae. — Ann. Nat. hist. Hofmuseum Wien, 30: 230—238.

Holzschuh, C. (1993): Cerambycidae (Coleoptera) of Saudi Arabia: Part II, Prioninae and Cerambycinae. — Fauna of Saudi Arabia, 13: 110—129.

Kolbe, H. J. (1893): Beiträge zur Kenntnis der Longicornier (Coleoptera). Die von Hauptmann Kling und Dr. Büttner im Hinterland von Togo (Westafrika) gesammelten Arten. — Stettin. ent. Ztg, 54: 59—80.

Lameere, A. (1903): Faune entomologique de l'Afrique tropicale. Longicornes. I. Prioninae. — Annls Mus. Congo, Zool., Ser. 3: 1—117.

Lameere, A. (1910): Revision des Prionides. Quinzième mémoire — Prionines (II). — Annls Soc. ent. Belg., 54: 240—269.

Lepesme, P. (1952): Mission A. Villiers au Togo et au Dahomey (1950). XX. Coléoptères Cérambycides. — Bull. I. F. A. N., 14 (4): 1159—1169.

Lepesme, P. & S. Breuning (1955): Révision des *Hypoeschrus* Thoms. (Cerambycina, Oemini) (Col.). — Bull. Soc. ent. France, 60: 40—45.

Lepesme, P. & S. Breuning (1956): Cérambycides récoltés en Afrique tropicale. — Bull. Mus. natn. Hist. nat., 28 (4): 384—387.

Lepesme, P. & S. Breuning (1958): Les *Derolus* africains (Coleoptera: Cerambycidae). — Proc. tenth Int. Congress of Entomology I: 171—181.

Martin, C. (1989): Die Regenwälder Westafrikas. — Birkhäuser, Basel.

Martins, U. R. (1976): Notes on *Zamium* Pascoe and *Holorusius* Fairmaire, two African Cerambycid genera (Coleoptera, Cerambycidae). — Papéis avuls. Zool., S. Paulo, 30 (9): 123—132.

Martins, U. R. (1977): Transference of the genera *Oemida* Gahan, *Comusia* Thomson and *Hypomares* Thomson from the Methiini to Obriini (Coleoptera, Cerambycidae). — Papéis avuls. Zool., S. Paulo, 31 (6): 103—118.

Martins, U. R. (1980a): Notes, Descriptions and Checklist of African *Xystrocera* (Col., Cerambycidae). — Papéis avuls. Zool., S. Paulo, 33 (5): 99—125.

Martins, U. R. (1980b): Notes sur la tribu des Methiini et transfert de certains genres de l'ancien monde (Coleoptera, Cerambycidae). — Revue fr. Ent. 2 (2): 113—117.

Mayné, R. & C. Donis (1962): Hôtes entomologiques du bois. II. Distribution au Congo, au Rwanda et au Burundi. Observations éthologiques. — Pub. I. N. E. A. C., 100: 1—514.

Mourglia, R. (1989): Una nuova specie africana del genere *Paracalybistum* (Coleoptera, Cerambycidae). — Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino, 7 (1): 125—128.

Mourglia, R. (1991): Il genere *Micrambyx* Kolbe 1983 (Coleoptera Cerambycidae). — Lambillionea, XCI (1): 3—22.

Mourglia, R. & P. Teocchi (1990): Secondo Contributo alla conoscenza dei Cerambicidi (Coleoptera, Cerambycidae) della Sierra Leone, con note sulle loro piante ospiti. In: Ricerche biologiche in Sierra Leone III. — Acc. Naz. Lincei, 265: 219—232.

Mourglia, R. & P. Teocchi (1994): Ricerche biologiche in Sierra Leone IV. — Acc. Naz. Lincei, 267.

Quentin, R. M. & A. Villiers (1969): Révision des Plectogasterini, nov. trib. (Col. Cerambycidae Cerambycinae). — Annls Soc. ent. Fr., 5 (3): 613—646.

Quentin, R. M. & A. Villiers (1977): Genera et Catalogue raisonné des Prioninae africains I. Ergatini. — Annls Soc. ent. France, 13 (3): 509—523.

Quentin, R. M. & A. Villiers (1978): Genera et Catalogue raisonné des Prioninae africains II. Macrotomini (Col. Cerambycidae). — Annls Soc. ent. Fr., 14 (2): 207—274.

Quentin, R. M. & A. Villiers (1980): Contribution à l'étude de la faune entomologique de la République du Niger. VI. Coléoptères Cerambycidae récoltés par Paul Bouchard. — Bull. I. F. A. N., 42 (3): 594—604.

Quentin, R. M. & A. Villiers (1983): Genera et Catalogue raisonné des Prioninae africains III. Acanthophorini (Col. Cerambycidae). — Annls Soc. ent. Fr., 19 (1): 79—100.

Sama, G. (1991): Note sulla nomenclatura dei Cerambycidae della regione mediterranea (Coleoptera). — Boll. soc. ent. ital., Genova, 123 (2): 121—128.

Santos Ferreira, G. W. (1980): The Parandrinae and the Prioninae of Southern Africa (Cerambycidae, Coleoptera). — Mem. Nas. Mus. Bloemfontein, 13: 1—335.

Schmidt, M. (1922): Die afrikanischen Callichrominen (Col. Ceramb.) nach systematischen, phylogenetischen und geographischen Gesichtspunkten. — Archiv für Naturgeschichte, 6: 61—232.

Teocchi, P. & R. Mourglia (1986): Contributo alla conoscenza dei Cerambicidi (Coleoptera Cerambycidae) della Sierra Leone, con note sulle loro piante ospiti. In: Ricerche biologiche in Sierra Leone II. — Acc. Naz. Lincei, 260: 37—63.

Veiga Ferreira, G. (1964): Longicornios de Mocambique I. — Revta. Ent. Mocamb., 7 (2): 451—838.

Villiers, A. (1959): Coléoptères Cérambycides d'Angola (Prioninae et Cerambycinae). — Pub. culturais/Companhia de Diamantes de Angola, 41: 25—32, Lisboa.

Villiers, A. (1968): Contribution à la faune du Congo (Brazzaville). Mission A. Villiers et A. Descarpentries. LXXX. Coléoptères Cerambycidae Disteniinae et Cerambycinae. — Bull. I. F. A. N., 30 (4): 1672—1686.

Villiers, A. (1982): Observations sur les Methiini africains (Coleoptera Cerambycidae Cerambycinae). — Bull. I. F. A. N., 44 (1—2): 146—152.

Wagner, M. R., S. K. N. Atuahene & J. R. Cobbinah (1991): Forest entomology in West Tropical Africa: Forest insects of Ghana. — Kluwer Academic Publishers, Dordrecht/Boston/London.

Dr. Karl Adlbauer, Landesmuseum Joanneum, Abteilung für Zoologie, Raubergasse 10, A-8010 Graz. — Riccardo Mourglia, Strada Scaravaglio 53/5, I-10098 Rivoli (Torino).

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 3—4	S. 225—230	Bonn, Mai 1995

Studies on Cydnidae of the Australian Region V. The genus *Chilocoris* Mayr in Australia, Tasmania and Moluccas (Heteroptera)

Jerzy A. Lis

Abstract. Representatives of the genus *Chilocoris* Mayr are recorded for the first time from Australia, Tasmania and Moluccas. Three new species, *Ch. australis* (Australia), *Ch. tasmanicus* (Tasmania) and *Ch. bacanicus* (Bacan isl., Moluccas) are described, illustrated and compared with allied species. Notes on two other species recorded for the first time from the Australian continent, namely *Ch. barbarae* Lis and *Ch. biroi* Horváth are also presented.

Key words. Heteroptera, Cydnidae, *Chilocoris*, new species, new records, Australia, Tasmania, Moluccas.

Introduction

Representatives of the genus *Chilocoris* Mayr are distributed in all major faunal regions of the Old World; in the Australian Region its species have been hitherto recorded from New Guinea (Horváth 1919, Lis 1993b), Bismarck Archipelago (Froeschner 1967), and Solomon Islands (Lis 1993a). So far, they have never been reported neither from Australia and Tasmania (Naumann 1991) nor from the Moluccas. Carrying out my studies on the Old World Cydnidae in the Natural History Museum in London (BMNH), and in the National Natural History Museum in Leiden (NNHM) I have found several specimens belonging to the genus *Chilocoris* collected in Australia, Tasmania and Moluccas. They turned out to represent five species — two previously known (*Ch. biroi* Horv., *Ch. barbarae* Lis) and three new to the science (*Ch. australis* n. sp., *Ch. tasmanicus* n. sp., *Ch. bacanicus* n. sp.).

The genus *Chilocoris* belongs to the tribe Cydnini of the subfamily Cydninae; it is the first genus of this tribe reported from the Moluccas, and the second (after *Blaena* Walker) recorded from Australia and Tasmania, so far. Representatives of *Chilocoris* can be easily distinguished from members of *Blaena* by the long corium reaching at least half of the hemelytral length (in *Blaena* the corium is short and occupies about two fifths of the hemelytral length), submargins of head bearing hair-like setae and pegs (in *Blaena* only hair-like setae are present), and eyes not stylated (in *Blaena* eyes are obliquely stylated).

A detailed redescription of the genus *Blaena* with a review of species was presented by Froeschner (1960, 1966); that of the genus *Chilocoris* is given in a revision of the Oriental Cydnidae (Lis 1994). A key to almost all *Chilocoris* species known from the Australian Region was presented in one of my recent papers (Lis 1993b).

Taxonomy

Chilocoris australis, new species

Description

Body dark castaneous, polished. Head striated, sparsely punctured and with several large punctures behind clypeus; the latter as long as paraclypei and subapically with two pegs; each paraclypeus with a submarginal row of 9 setigerous punctures (6 pegs and 3 hair-like setae); eyes small, almost blackish brown, ocular index 3.58, ocelli yellowish brown; antennae brown; rostrum brown, reaching the middle of mesosternum.

Pronotum with a postmedian, transverse row of punctures (fig. 1); lateral parts slightly transversely wrinkled; anterior lobe almost impunctured except for a few punctures anteromedially and laterally; posterior lobe with irregularly scattered punctures; each lateral margin with three submarginal setigerous punctures; umbones slightly swollen.

Scutellum (fig. 1) with distinct blackish brown basal and lateral rows of punctures, each accompanied by the sulcus; disc weakly punctured with punctures of the same size as those in a postmedian row on pronotum.

Corium punctured with punctures slightly smaller than and of the same size as those on scutellum (fig. 1); clavus with two short rows of punctures; mesocorium with two rows of punctures paralleling clavo-corial suture, and with numerous punctures in the apical half; exocorium with one incomplete row of punctures paralleling mesocorium; costa without setigerous punctures; membrane semihyaline, slightly browned, decidedly surpassing the tip of abdomen.

Propleuron smooth and polished, with a few hardly visible punctures in depression.

Abdominal sternites dark castaneous, glossy in the middle, laterally with numerous well visible punctures bearing long light brown hairs.

Legs castaneous, not specifically modified.

Measurements (in mm): body length 3.41; body width 1.83; head length 0.56; head width 0.75; pronotum length 1.03; pronotum width 1.72; scutellum length 0.91; scutellum width 1.12; antennal segments: 0.18 : 0.10 : 0.22 : 0.24 : 0.29.

Type material

Holotype female: Yallingup, Nr. Cape Naturaliste, S. W. Australia; Sep. 14—Oct. 31, 1913, R. E. Turner, 1914—27; in the collection of BMNH.

Chilocoris tasmanicus, new species

Description

Body dark castaneous. Head slightly wrinkled and with several punctures; clypeus as long as paraclypei and with two subapical pegs; each paraclypeus with a submarginal row of 9 setigerous punctures (6 pegs and 3 hair-like setae); eyes dark brown, ocular index 2.60, ocelli yellowish brown; antennae dark brown; rostrum brown, reaching middle coxae.

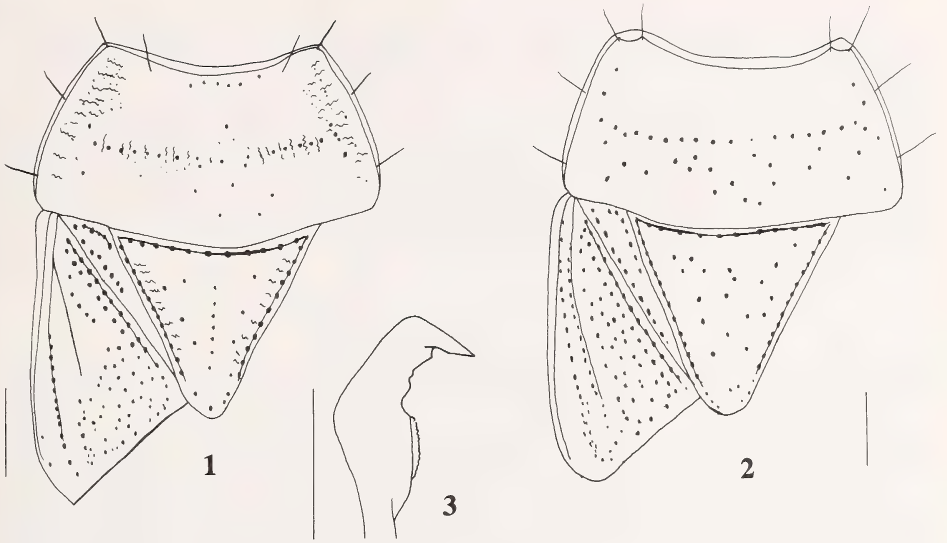
Pronotum with a postmedian, transverse row of punctures (fig. 2); anterior lobe laterally with a few punctures; the posterior with irregularly scattered punctures; each lateral margin with three submarginal setigerous punctures; umbones slightly swollen.

Scutellum (fig. 2) with distinct blackish brown basal and lateral rows of punctures, each accompanied by the sulcus; disc almost evenly punctured with a little more than a dozen punctures of the same size as those on pronotum.

Corium (fig. 2) punctured with punctures of the same size as those on scutellum; clavus with two rows of punctures; mesocorium with two rows of punctures paralleling clavo-corial suture, and with numerous well separated punctures on the remaining surface; exocorium almost impunctured except for a row of punctures paralleling mesocorium; costa without setigerous punctures; membrane almost translucent, slightly browned, somewhat surpassing the tip of abdomen.

Propleuron smooth and polished, with a few hardly visible punctures in depression.

Abdominal sternites dark castaneous, glossy in the middle, laterally with numerous well visible long brown hairs.



Figs 1—3: 1. *Chilocoris australis* n. sp.; 2. *Chilocoris tasmanicus* n. sp.; 3. *Chilocoris biroi* Horv.; 1,2 — puncturation of pronotum, scutellum and corium; 3 — paramere; (scale 0.25 mm).

Legs castaneous, not specifically modified.

Measurements (in mm): body length 4.15; body width 2.33; head length 0.66; head width 0.98; pronotum length 1.22; pronotum width 2.29; scutellum length 1.24; scutellum width 1.41; antennal segments: 0.18 : 0.11 : 0.30 4th and 5th segments missing.

Material examined
Holotype female: Hobart, Tasmania [no other data]; in the collection of BMNH.

Comparative notes
Both new representatives of the genus *Chilocoris* belong to the group of species, which have unicolorous body and the pronotum with a postmedian transverse row of punctures. Within this group they are allied to *Chilocoris entzii* Horváth (New Guinea, Bismarck Archipelago) and *Chilocoris madangicus* Lis (New Guinea). Nevertheless, these four species (*australis*, *entzii*, *madangicus*, *tasmanicus*) can be easily delimited from each other by a number of setigerous punctures on paraclypeus, ocular index, body length, a length ratio of the 3rd to the 2nd antennal segment, and the puncturation of the mesocorium. These characters are, as follows:

— in *Ch. australis*: 9 setigerous punctures (6 pegs and 3 hair-like setae) on each paraclypeus; eyes small, ocular index 3.58; body length 3.41 mm; 3rd antennal segment 2.2 times longer than the 2nd; mesocorium with numerous well separated punctures almost of the same size as those on pronotum;

— in *Ch. entzii*: 6 setigerous punctures (3 pegs and 3 hair-like setae) on each paraclypeus; eyes large, ocular index 1.70—1.80; body length 2.39—2.56 mm; 3rd antennal segment 5.2 times longer than the 2nd; mesocorium almost impunctured;

— in *Ch. madangicus*: 9 setigerous punctures (6 pegs and 3 hair-like setae) on each paraclypeus; eyes large, ocular index 1.80; body length 4.42 mm; 3rd antennal segment 3.8 times longer than the 2nd; mesocorium with numerous crowded tiny punctures, decidedly smaller than those on pronotum;

— in *Ch. tasmanicus*: 9 setigerous punctures (6 pegs and 3 hair-like setae) on each paraclypeus; eye small, ocular index 2.60; body length 4.15 mm; 3rd antennal segment 2.7 times longer than the 2nd; mesocorium with numerous well separated punctures almost of the same size as those on pronotum.

The best characters separating *Ch. tasmanicus* from *Ch. australis* are the ocular index, body length and a length ratio of the 3rd to the 2nd antennal segment. Additionally, in *Ch. australis* the anterior sulcus on the pronotum is laterally straight, while in *Ch. tasmanicus* it is laterally recurved (figs 1 & 2). Unfortunately, both new species are known only from female specimens; I suppose that when eventually males will be studied (especially their genital structures) they will provide more convenient distinguishing characters.

Chilocoris bacanicus, new species

Description

Body highly polished, dark castaneous; head, anterior half of pronotum and scutellum darker in shade.

Head smooth, impunctured except for setigerous punctures; clypeus as long as paraclypei and with two subapical long pegs; each paraclypeus with a submarginal row of 6 setigerous punctures (3 pegs and 3 hair-like setae); eyes large, blackish brown, ocular index 1.85—2.25; ocelli reddish brown, interocellar distance about 5—7 times the distance of ocellus from eye; antennae brown, 2nd segment minute; rostrum brown, surpassing the middle of mesosternum.

Pronotum impunctured except for about a dozen small punctures forming a postmedian transverse row, and a few tiny punctures on the posterior lobe; umbones slightly swollen; each lateral margin with 3 submarginal setigerous punctures.

Scutellum with distinct basal and lateral rows of punctures; disc with a few punctures (less than 10).

Corium generally almost impunctured; clavus with two incomplete rows of punctures; mesocorium with one complete row of punctures paralleling clavo-corial suture, and with several punctures in apical part; exocorium with several punctures arranged in a row paralleling mesocorium; membrane browned, semihyaline, broader than abdomen and surpassing its tip.

Propleuron impunctured; evaporatoria typical for the genus; abdominal sternites smooth and polished, laterally with tiny punctures bearing short brown hairs.

Legs not specifically modified.

Measurements (in mm): body length 2.90—3.20; body width 1.61—1.71; head length 0.49—0.56; head width 0.67—0.70; pronotum length 0.85—0.90; pronotum width 1.54—1.59; scutellum length 0.78—0.85; scutellum width 0.95—0.98; antennal segments: 0.12—0.14 : 0.05—0.07 : 0.29—0.31 : 0.25—0.28 : 0.36—0.39.

Type material

Holotype female: RMNH/HH379A, MOLUCCAS: BACAN, Sibela Range, alt. m 650, 30—01.vi—vii.1985, J. Huijbregts; multistr evergr forest, 2 human excr traps; in the collection of NNHM. Paratypes 2 females: 1 female: RMNH/HH379A, MOLUCCAS: BACAN, Sibela Range, alt. m 650, 30—01.vi—vii.1985, J. Huijbregts; multistr evergr forest, 2 human excr traps; 1 female: RMNH/HH373, MOLUCCAS: BACAN, Sibela Range, alt. m 850, 28—04.vi—vii.1985, J. Huijbregts; multistr evergreen forest, window trap; 2 paratypes in the collection of NNHM, 1 paratype in my collection.

Comparative notes

The new species can be at once separated from all other members of the genus known from Oriental and Australian Regions by highly polished, almost impunctured dorsal surface of the body (fig. 4).

In general appearance it is somewhat similar to *Ch. peterseni* Froeschner (Bismarck Archipelago and New Guinea) and *Ch. rolandi* Lis (New Guinea), but is decidedly smaller (*bacanicus* 2.9—3.2 mm, the other two species 4.4—5.0 mm in length), and possesses an almost impunctured mesocorium (*bacanicus* — one row of punctures paralleling the clavo-corial suture, and a few punctures in its apical part; *peterseni* and *rolandi* — two rows of punc-

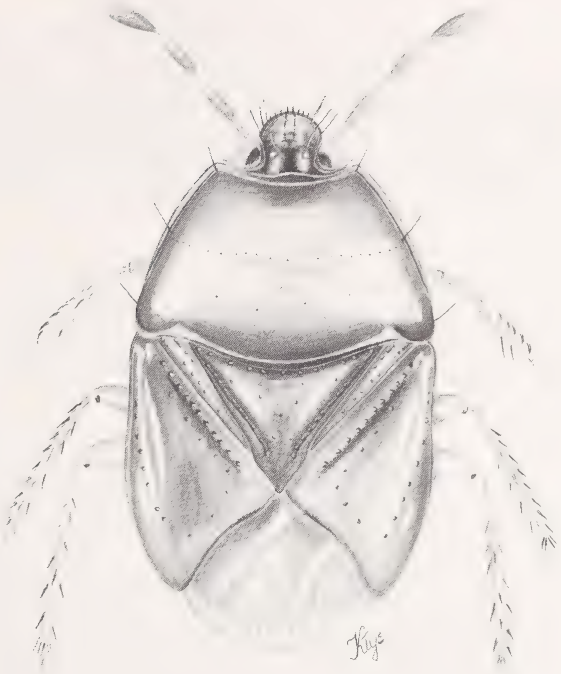


Fig. 4: *Chilocoris bacanicus* n. sp., general habitus.

tures paralleling the clavo-corial suture, and numerous well visible punctures in its apical half. Additionally, these three species differ in ocular index (*bacanicus* 1.85—2.25, *peterseni* 2.40—2.60, *rolandi* 3.1).

Unfortunately males of the new species are unknown, therefore I was not able to compare genital structures of these three species.

Chilocoris barbarae Lis

Chilocoris barbarae Lis, 1991, p. 301.

Material examined
1 female: AUSTRALIA: N. Territory, Alice Springs, 14.ii.1966; J. A. Grant, B. M./CSIRO Expedition, B. M. 1973—346; in the collection of BMNH.

Remarks
The species was described from Sulawesi (Lis 1991); recently it was recorded also from New Guinea (Lis 1993b). The present record is the first from the Australian continent.

Chilocoris biroi Horváth

Chilocoris biroi Horváth, 1919, p. 257 — Lis, 1993b, p. 26.

Material examined
1 male: AUSTRALIA: Redlynch-Queensland, xii.1938, B. M. 1949—61, F. R. Sternitzky; Papuan-Australian Exp., B. M. 1949—61; in the collection of BMNH.

Remarks

Up to date the species was known only from New Guinea by the lectotype female and paralectotype larva. The present male specimen collected in Australia agrees well with the lectotype female, but is somewhat larger — body length 4.02 mm, body width 2.06 mm (lectotype female — 3.21 & 2.02, respectively). The ocular index amounts 1.66 (lectotype female — 1.94). The shape of the paramere (fig. 3) confirms the close relationship of *Ch. biroi* and *Ch. vagauensis* Lis, as was pointed out previously on the basis of female morphological characters (Lis 1993 b).

Acknowledgements

I would like to express my sincere thanks to Dr. M. Webb (The Natural History Museum, London, England), and Dr. J. van Tol (The National Natural History Museum, Leiden, The Netherlands) for the loan of specimens. My special gratitude is also due to the State Committee for Scientific Research in Warsaw (Poland) for a financial help during my studies on Cydnidae of the Australian Region (Grant No. 443559102).

Zusammenfassung

Die ersten Repräsentanten der Gattung *Chilocoris* Mayr aus dem australischen Gebiet werden vorgestellt. Drei neue Arten, *Chilocoris australis* n. sp. aus Australien, *Chilocoris tasmanicus* n. sp. aus Tasmanien und *Chilocoris bacanicus* n. sp. aus Maluku werden beschrieben und mit verwandten Arten verglichen.

References

Froeschner, R. C. (1960): The genus *Blaena* Walker (=*Macrymenus* Signoret) with the description of four new species and a key to the known forms (Hemiptera: Cydnidae). — Rec. S. Austral. Mus. 13: 453—466.

Froeschner, R. C. (1966): Two new species of the Australian genus *Blaena* with notes on previously described species (Hemiptera: Cydnidae). — J. Kans. Ent. Soc. 39: 690—694.

Froeschner, R. C. (1967): The burrower bugs collected by the Noona Dan Expedition mainly in the Philippines and Bismarck Islands (Hemiptera, Cydnidae). — Ent. Meddel. 35: 11—22.

Horváth, G. (1919): Analecta ad cognitionem Cydnidarum. — Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung. 17: 205—273.

Lis, J. A. (1991): Studies on Oriental Cydnidae. VI. A contribution to the fauna of Sulawesi (Celebes) (Heteroptera: Pentatomoidea). — Int. J. Invert. Tax., Genus 2: 299—311.

Lis, J. A. (1993 a): Studies on Cydnidae of the Australian Region I. A review of species from Solomon Islands (Heteroptera: Pentatomoidea). — Ann. Upper Siles. Mus., Ent. 4: 13—24.

Lis, J. A. (1993 b): Studies on Cydnidae of the Australian Region II. A review of New Guinea species of the genus *Chilocoris* Mayr (Heteroptera: Pentatomoidea). — Ann. Upper Siles. Mus., Ent. 4: 25—40.

Lis, J. A. (1994): A revision of Oriental burrower bugs (Heteroptera: Cydnidae). — Dept. Nat. Hist., Upper Siles. Mus., Bytom, 349 pp.

Naumann, J. D. ed. (1991): The Insects of Australia. Second Edition, vol. 1. — CSIRO, Div. Ent., Melbourne Univ. Press, Burwood, 542 pp.

Dr. J. A. Lis, University of Opole, Department of Applied Biology, Oleska 48,
45-052 Opole, Poland.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 3—4	S. 231—258	Bonn, Mai 1995

Die Puppen der Spanner (Lepidoptera, Geometridae) Mitteleuropas. Unterfamilie Larentiinae, Tribus Hydriomenini, Rheumapterini, Euphyini, Operophterini und Perizomini

Jan Patočka

Abstract. The pupae of Central European Hydriomenini, Rheumapterini, Euphyini, Operophterini und Perizomini (13 genera, 40 species) are characterized, described and figured and a key for the determination of species as well as some data on their biology and habitats are added. The present system of these groups is discussed on the basis of the pupal characters.

Key words. Lepidoptera, Geometridae, Larentiinae, C. Europe, pupal morphology, key.

Einleitung

Diese Arbeit knüpft an zwei derzeit im Druck befindliche Arbeiten des Autors (Patočka 1994, im Druck) an. Die erstere gibt eine allgemeine Charakteristik der Puppen der Familie Geometridae und enthält eine Bestimmungstabelle der Gattungen. Deshalb wird hier auf die Gattungsschlüssel verzichtet. Die zweite charakterisiert die Puppen der Unterfamilie Larentiinae und behandelt deren Tribus Lythriini, Xanthorhoini, Larentiini und Cidariini. Mehrere Arten der hier berücksichtigten Gruppen erwähnen bereits Khotko (1977) und Patočka (1980—1983), einzelne auch weitere Autoren. Die Beschreibung von vielen anderen in den Handbüchern (wie Forster-Wohlfahrt Bd. 5, 1981) sind allzu kurz und reichen zur Bestimmung der Puppen nicht aus. Die vorliegende Arbeit soll diese Lücke ausfüllen.

Material und Methode

Das untersuchte Material (40 Arten von 13 Gattungen) stammt aus der Puppensammlung des Verfassers, zu welcher viele Fachkollegen durch Überlassung von Material wesentlich beigetragen haben, sowie aus den Museen Berlin, Kopenhagen und Wien. Die Methodik der Untersuchung und Darstellung entspricht der bei Patočka (1990) erläuterten. Nomenklatur und System folgen Leraut (1980), die puppenmorphologische Terminologie (vgl. Abb. 1, 2) Mosher (1916) und McGuffin (1967—1981).

Tribus Hydriomenini

Mittelgroße (meist 11—13 mm lange), mittelschlanke, am Frontalende stumpf abgerundete Puppen (Abb. 1, 2), rot- bis schwarzbraun gefärbt, glänzend. Punktgrübchen am 1.—7. Abdominalsegment. Borsten mittelgroß, z. B. Cl_1 am Clypeus (Abb. 3), am 9. Abdominalsegment nur D_2 sichtbar (Abb. 6). Labium vorhanden (Abb. 3, 9), Vorderschenkel klein, Vorderbeine grenzen an die Antennae kürzer als an die Oculi (Abb. 14). Spiracula ziemlich groß. Dorsalrinne an den Seiten fast geschlossen, dunkel gesäumt; ihre Frontalseite meist sanft, die Kaudalseite stärker gewellt bzw. gezähnt, Kaudalausläufer zahlreich (rd. 7), ± kurz, der mittlere kaum größer als die

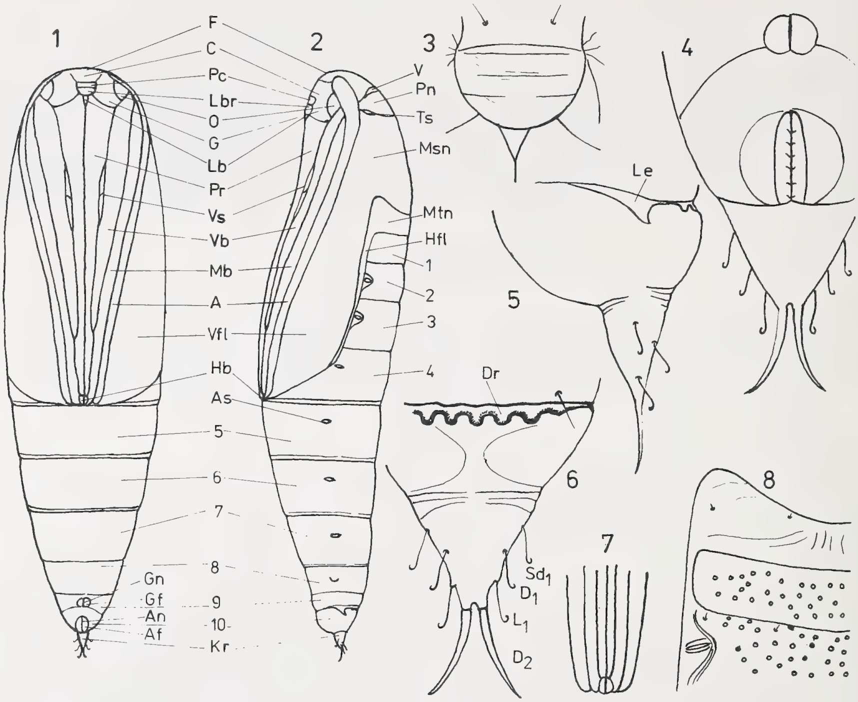


Abb. 1—8: *Hydriomena furcata*. 1 — Habitusbild in Ventralsicht; 2 — in Lateralsicht; 3 — Labrum, Labium; 4 — Abdomenende in Ventralsicht; 5 — in Lateralsicht; 6 — in Dorsalsicht; 7 — Endteil von Proboscis, Mittel- und Hinterbeinen und Antennen; 8 — Metanotum, 1. und 2. Abdominalsegment (linke Seite, Dorsalsicht).
Abkürzungen: A = Antennae, Af = Analfeld, An = Analnaht, As = abdominale Spiracula, C = Clypeus, D_1, D_2 = Kremasterborsten, Dr = Dorsalrinne, F = Frons, G = Genae, Gf = Genitalfeld (♂), Gn = Genitalnaht (♂), Hb = Hinterbeine, Hfl = Hinterflügel, Kr = Kremaster, L_1 = Kremasterborsten, Lb = Labium, Lbr = Labrum, Le = Lateraleinschnitt, Mb = Mittelbeine, Msn = Mesonotum, Mtn = Metanotum, O = Oculi, Pc = Postclypeus, Pn = Pronotum, Pr = Proboscis, Sd_1 = Kremasterborsten, Ts = thorakales Spiraculum, V = Vertex, Vb = Vorderbeine, Vfl = Vorderflügel, Vs = Vorderschenkel, 1—10 = 1.—10. Abdominalsegment.

übrigen (Abb. 11, 17). Lateraleinschnitt seicht, nur angedeutet bzw. fast fehlend (Abb. 5, 10). 10. Abdominalsegment im Frontolateralteil kaum, im Analfeld beulig erhaben, Übergang zum Kremaster steil. Kremaster in Dorsalsicht etwa so lang wie basal breit, dreieckig mit ± gewölbten Seiten, dorsoventral mäßig abgeplattet, mit 4 Paaren von Häkchen, D_2 viel größer als die übrigen (Abb. 4—6).

Raupen an Holzarten, hauptsächlich aus den Fam. Salicaceae, Betulaceae, Ericaceae, Verpuppung in einem Erdkokon, Überwinterung als Ei oder Puppe, monovoltin. An frischen bis feuchten Waldstandorten. In Mitteleuropa nur eine Gattung.

Gattung *Hydriomena* Hübner, 1825

Gattungscharakteristik: s. Tribus.

Bestimmungstabelle der Arten

1 Am Kremaster entspringen die Borsten Sd_1 frontal von D_1. Borsten D_2 von der Basis an bogenförmig voneinander divergierend (Abb. 6). 10. Abdominalsegment in Lateralsicht an der Dorsalseite deutlich gewölbt (Abb. 5). Labium mittelgroß (Abb. 3) .... *H. furcata*

— Am Kremaster entspringen die Borsten Sd_1 auf der Höhe oder kaudal von D_1. D_2 ± lyraförmig (Abb. 11, 17). 10. Abdominalsegment in Lateralsicht an der Dorsalseite kaum oder nicht gewölbt (Abb. 10). Labium klein (Abb. 9, 13) 2

2 (1) Am Kremaster entspringen die Borsten Sd_1 auf der Höhe von D_1 (Abb. 10, 11). Kaudalausläufer der Dorsalrinne etwa so lang wie breit, ihre Seiten steil (Abb. 11). Kremaster ventral an der Basis eingesunken (Abb. 12). Labrum trapezförmig (Abb. 9) .... *H. impluviata*

— Am Kremaster entspringen Sd_1 kaudal von D_1 (Abb. 17). Kaudalausläufer der Dorsalrinne kürzer als breit, ihre Seiten schräg (Abb. 17). Kremaster ventral an der Basis kaum eingesunken (vgl. Abb. 4). Labrum abgerundet (Abb. 13) ...... *H. ruberata*

Hydriomena furcata (Thunberg, 1784) (Abb. 1—8)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei, aus Böhmen und Norwegen. Puppe 10—14 x 3—3,8 mm, rotbraun, glänzend, Skulptur mittelfein, stellenweise gröber. Punktgrübchen schon vom 1. Abdominalsegment an zahlreich und scharf. Labrum abgerundet, Labium mittelgroß. Probocis ein wenig kürzer als die Mittelbeine und Antennae, Enden der Hinterbeine deutlich. Thorakales Spiraculum lang spaltenförmig, die abdominalen schmal, in elliptischen Höfen, am 1. Segment schräg gestellt. Kaudalausläufer der Dorsalrinne etwa so lang wie breit, stark tomentös. 10. Segment dorsal gewölbt. Kremaster an der Ventralseite kaum eingesunken, Dorsalseite an der Basis quergefurcht. Sd_1 entspringen im basalen Drittel, D_1 etwa in der Mitte der Kremasterlänge. D_2 groß, regelmäßig bogenförmig divergierend.

Raupe mit Vorliebe an *Salix* und *Vaccinium* spp. Überwinterung als Ei. Hauptsächlich im Gebirge.

Hydriomena impluviata (Denis & Schiffermüller, 1755) (Abb. 9—12)
Untersuchtes Material: 2 ♂ aus der Slowakei. Puppe 10,5—12 x 3,3—3,6 mm, rötlich schwarzbraun, glänzend. Skulptur mittelfein, stellenweise fein, Punktgrübchen schon am 1. Abdominalsegment ziemlich zahlreich, Labrum trapezförmig, Seiten ± gewölbt, Labium klein. Abdominale Spiracula mit weißlichen Rahmen. Kaudalausläufer der Dorsalrinne ähnlich denen bei *H. furcata*, jedoch schwach tomentös, 10. Abdominalsegment dorsal kaum gewölbt. Kremaster ventral an der Basis eingesunken, dorsal ziemlich glatt. Sd_1 und D_1 entspringen ± auf der gleichen Höhe von der Mitte des Kremasters, D_2 kräftig, ± lyraförmig.

Raupe hauptsächlich an *Alnus* spp., die Puppe überwintert. Auen der Waldbäche, mehr im Gebirge.

Hydriomena ruberata (Freyer, 1831) (Abb. 13—17)
Untersuchtes Material: 3 ♂ aus Österreich und Deutschland. Puppe 10,5—12 x 3,2—3,6 mm, dunkelrot- bis schwarzbraun, glänzend. Skulptur vorwiegend mittelfein. Punktgrübchen am 2. Abdominalsegment weder zahlreich noch scharf. Labrum abgerundet (Kaudalseite oft etwas konkav), Labium klein, kurz. Enden der Hinterbeine relativ lang, Spiracula ein wenig breiter als bei der vorigen Art. Dorsalrinne kaudal wenig tomentös, Einschnitte breiter als lang mit schrägen Seiten. 10. Abdominalsegment dorsal kaum gewölbt. Kremaster ventral nicht eingesunken, dorsal auch im Basalteil relativ glatt. Borsten D_1 entspringen etwa bei 1/3, Sd_1 bei 1/2 der Kremasterlänge, D_2 ähnlich wie bei *H. impluviata.*

Raupe an *Salix* spp., die Puppe überwintert. Lokal in den Bergen.

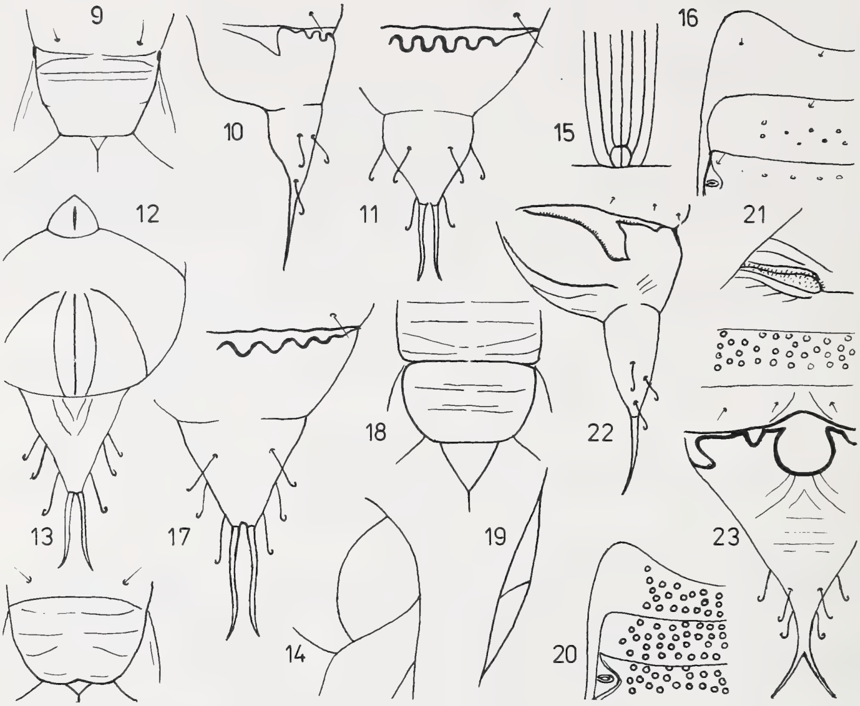


Abb. 9—12: *Hydriomena impluviata*, Abb. 13—17: *H. ruberata*, Abb. 18—23: *Horisme aquata*. 9, 13, 18 — Labrum, Labium; 10, 22 — Abdomenende in Lateralsicht; 11, 17, 23 — in Dorsalsicht; 12 — in Ventralsicht; 14 — Oculus und Umgebung; 15 — Endteile von Proboscis, Mittel- und Hinterbeinen und Antennen; 16, 20 — Metanotum, 1. und 2. Abdominalsegment, linke Seite, Dorsalsicht; 19 — Vorderschenkel; 21 — thorakales Spiraculum.

Tribus Rheumapterini

Puppen mittelgroß bis groß, rot- bis schwarzbraun gefärbt. Kremaster mit 4 Paaren von Borsten, wobei Sd_1 frontolateral von D_1 entspringen und D_2 viel größer als die übrigen sind (Abb. 23, 50). D_2 divergieren oft stark voneinander (Abb. 56). Metanotum mit Punktgrübchen und/oder Querleisten oder wenigstens vergrößerte und stark verdichtete Punktgrübchen an der Basis des 5. Abdominalsegmentes (Abb. 54, 62, 69, 72). Labium und Vorderschenkel vorhanden, Vorderbeine grenzen an die Antennae kürzer als an die Oculi (vgl. Abb. 14). Dorsalrinne und Lateraleinschnitt oft stark entwickelt, Dorsalrinne zuweilen auch mit einem frontalwärts gerichteten Vorsprung (Abb. 23, 28).

Raupen meist an Gehölzen, z. B. an Vertretern der Familien Ranunculaceae (*Clematis vitalba*), Berberidaceae, Salicaceae, Betulaceae, Rhamnaceae, Rosaceae, Ericaceae u. a. Verpuppung in einem Erdkokon. In Mitteleuropa mit 8 Gattungen vertreten, von denen 7 untersucht werden konnten.

Gattung *Horisme* Hübner, 1825

Puppen meist mittelgroß, mittelschlank (Abb. 24), Skulptur mäßig grob. Metanotum mit Punktgrübchen auch im Mittelteil (Abb. 20), Labium meist mittelgroß (Abb. 31), seltener klein (Abb. 33). Thorakales Spiraculum spaltenförmig, Kaudalrand erhaben und tomentös (Abb. 21). Basis des 5. Abdominalsegments weder mit Leisten oder Rinnen noch mit vergrößerten und stark verdichteten Grübchen. Dorsalrinne stark und tief, beiderseits schwarz umzogen, hinten meist ± tomentös. Mittlerer Kaudalausläufer oft ± vergrößert und auch ein Frontalausläufer meist vorhanden. Kremaster in Dorsalsicht dreieckig, ± skulpturiert, Ventralseite im Basalteil konkav. D_2 in der Mehrzahl der Fälle am Ende hakenförmig, parallel oder spitzwinklig divergierend, an der Basis zuweilen gestielt (Abb. 23, 30, 36, 37).

Die Raupen an Ranunculaceae, hauptsächlich *Clematis* spp., die Puppen überwintern. Die Arten bevorzugen warmtrockene, buschige Standorte auf Kalksubstrat. In Mitteleuropa 7 Arten, von denen 6 untersucht wurden.

Bestimmungstabelle der Arten

1 Lateraleinschnitt fehlt oder schwach ausgebildet. Mittlerer Ausschnitt der Dorsalrinne frontalwärts viel länger als kaudalwärts (Abb. 37) .... *H. aemulata*

— Lateraleinschnitt tief (Abb. 22, 34). Mittlerer Einschnitt der Dorsalrinne frontalwärts viel kürzer als kaudalwärts (Abb. 23, 30), oder die Dorsalrinne frontalwärts überhaupt nicht ausgeschnitten (Abb. 36) 2

2 (1) Mittlerer Einschnitt der Dorsalrinne auch frontalwärts deutlich (Abb. 23, 30) ... 3

— Mittlerer Einschnitt der Dorsalrinne frontalwärts nicht vorhanden (Abb. 36)...... .... *H. corticata*

3 (2) Mittlerer Kaudalausschnitt der Dorsalrinne breiter als die beiden ihn begrenzenden Frontalausläufer. D_2 am Kremaster an der Basis gestielt (Abb. 23, 28) 4

— Mittlerer Kaudalausschnitt der Dorsalrinne schmäler als die beiden ihn begrenzenden Frontalausläufer. D_2 am Kremaster an der Basis kaum gestielt (Abb. 30, 35) ... 5

4 (3) Mittlerer Frontalausläufer der Dorsalrinne breit abgerundet. Mittlerer Kaudalausläufer von schmalen Frontalausläufern umgeben. Am 8. Abdominalsegment rel. große Punktgrübchen, bis zu rd. ½ der Länge des Segments. Am Kremaster D_2 von der Basis an stark bogenförmig divergierend (Abb. 23).................... *H. aquata*

— Mittlerer Frontalausläufer der Dorsalrinne ± spitz. Am 8. Abdominalsegment winzige Punktgrübchen bis etwa zu ⅓ der Segmentlänge. Am Kremaster D_2 erst nahe dem Ende stärker gebogen, sonst schwächer divergierend (Abb. 28)....... *H. vitalbata*

5 (3) Labrum an der Kaudalseite schwach konkav (Abb. 32). 8. Abdominalsegment an der Basis mit winzigen Punktgrübchen. Kremaster dorsal an der Basis vom 10. Segment undeutlicher abgegrenzt, Basalteil stark schräg gefurcht (Abb. 35) ... *H. radicaria*

— Labrum an der Kaudalseite nicht konkav (Abb. 31). 8. Abdominalsegment dorsal ohne Punktgrübchen. Kremaster an der Dorsalseite deutlicher von dem 10. Segment abgegrenzt, sonst feiner quergerunzelt bzw. quergefurcht (Abb. 30) ...... *H. tersata*

Horisme aquata (Hübner, 1813) (Abb. 18—23)
Untersuchtes Material: 4 ♂, 4 ♀ aus Deutschland. Puppe 10—11 x 3,3—3,5 mm, relativ heller rotbraun gefärbt, Punktgrübchen am Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment relativ groß und scharf, am 8. Segment dorsal nur in der Basalhälfte der Segmentlänge. Borsten fein, am 9. Segment sichtbar. Labrum breit abgerundet, Labium groß, Vorderschenkel ziemlich breit. Lateraleinschnitt breit, stumpf abgerundet. Dorsalrinne mit einem großen, abgerundeten mittleren Kaudalausläufer, ihm gegenüber eine seichtere Frontalausbuchtung. Lateraleinschnitt und Dorsalrinne kaudal dunkel gesäumt und tomentös. D_2 am Kremaster an der Basis gestielt, dann voneinander bogenartig divergierend.

Raupe an *Clematis*, *Pulsatilla* u. a., an waldsteppenartigen Standorten, lokal.

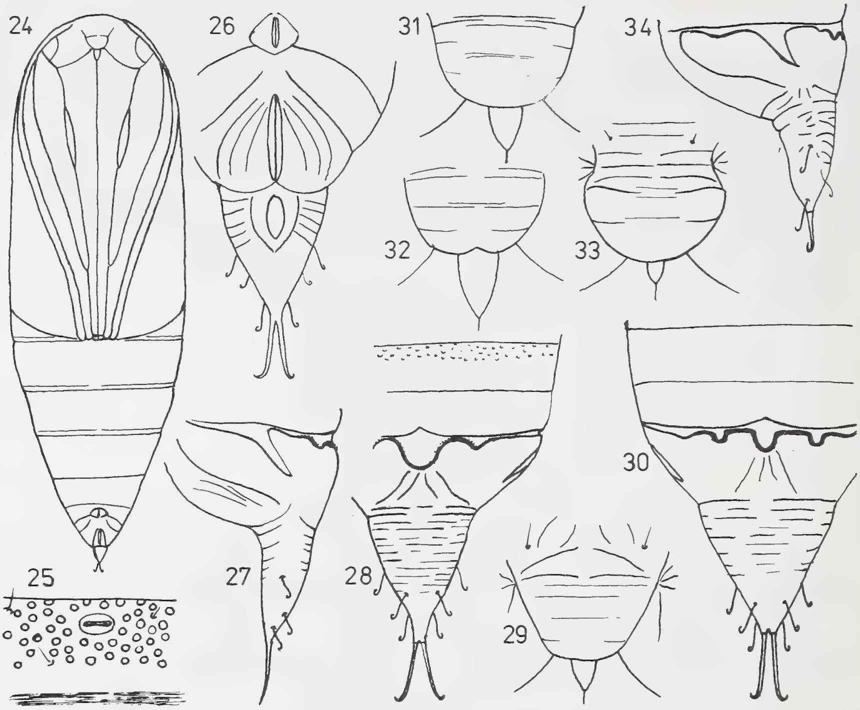


Abb. 24—29: *Horisme vitalbata*; Abb. 30, 31: *H. tersata*, Abb. 32: *H. radicaria*, Abb. 33, 34: *H. corticata*. 24 — Habitusbild in Ventralsicht; 25 — abdominales Spiraculum und Umgebung; 26 — Abdomenende in Ventralsicht; 27, 34 — in Lateralsicht; 28, 30 — in Dorsalsicht; 29, 31, 32, 33 — Labrum, Labium.

Horisme vitalbata (Denis & Schiffermüller, 1775) (Abb. 24—29)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei und Österrreich. Puppe 11—12,5 x 3,5—4 mm, dunkel rotbraun, mäßig glänzend, Punktgrübchen kleiner als bei *H. aquata*, am 8. Abdominalsegment dorsal klein und nur bis zu rd. ⅓ der Segmentlänge vorhanden. Labrum mehr abgerundet trapezförmig, Labium und Vorderschenkel mittelgroß. Lateraleinschnitt lang und schmal. Mittlerer Kaudalausläufer der Dorsalrinne groß, abgerundet, Frontalausläufer kleiner und meist spitzer. 10. Abdominalsegment dorsal im Mittelteil eingesunken und schräggefurcht, Kremaster dorsal an der Basis stark quergefurcht, auch sonst dessen Dorsalseite gröber skulpturiert. D_2 an der Basis etwas gestielt, dann spitzwinklig divergierend und ziemlich gerade, erst im Endteil hakenförmig.

Raupe an *Clematis vitalba*, *C. alpina*, im Gebirge auf Kalk ziemlich hoch aufsteigend, verbreiteter als *H. aquata*.

Horisme tersata (Denis & Schiffermüller, 1775) (Abb. 30, 31)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus Deutschland, Böhmen. Puppe 11—14 x 3,8—4,3 mm, dunkel rotbraun, mäßig glänzend. Punktgrübchen mittelklein, am 8. Abdominalsegment (auch an dessen Basis) fehlend. Labrum abgerundet, an der Kaudalseite nicht konkav. Labium mittelgroß, Vorderschenkel relativ groß. Lateraleinschnitt stark, tief, spitz. Mittlerer Kaudalausläufer der Dorsalrinne kleiner als bei den vorigen, eckig oder abgerundet, Frontalausläufer des 10. Segments an dessen Seite breiter als der Kaudalausläufer selbst. Frontalausläufer der

Dorsalrinne deutlich, klein, meist ± spitz. Kremaster dorsal deutlich vom 10. Segment abgegrenzt, Dorsalseite quergerunzelt. D2 an der Basis kaum gestielt, ± spitzwinklig divergierend, am Ende hakenartig.

Raupe an *Clematis*, auch *Anemone* spp. verbreitet.

Horisme radicaria (de La Harpe, 1855) (Abb. 32, 35)
Untersuchtes Material: 4 ♂ aus Deutschland. Puppe 11—12,5 x 3,4—3,6 mm, der vorigen sehr ähnlich. An der Basis des 8. Abdominalsegmentes dorsal kleine, seichte Punktgrübchen. Labrum breiter, abgerundet, Kaudalseite konkav. Labium auffallend lang. Mittelteil der Dorsalseite des 10. Abdominalsegments eingesunken und stark längsgefurcht. Kremaster dorsal weniger scharf vom 10. Segment differenziert, im Basalteil mit starken schrägen Furchen.

Raupe (laut Forster & Wohlfahrt 1981) an *Clematis vitalba*. Diese Art wird mit der vorigen oft verwechselt.

Horisme corticata (Treitschke, 1835) (Abb. 33, 34, 36)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus Deutschland und Österreich. Puppe kleiner als die vorigen, 9—12 x 2,8—3,8 mm, schwarz-rotbraun. Punktgrübchen mittelgroß, am 8. Segment nicht sichtbar. Mittlerer Kaudalausläufer der Dorsalrinne meist kaum oder wenig größer als die subdorsalen, die Ausläufer oft ziemlich zahlreich. Frontalausläufer zum Unterschied von den vorgehenden Arten nicht vorhanden, Lateraleinschnitt tief und spitz. Labium kleiner als bei den übrigen *Horisme*-Arten. Basaleinsenkung der Ventralseite des Kremasters oft längsgerippt, Wälle an ihren Seiten quergefurcht. Kremaster dorsal unregelmäßig quergerunzelt. D2 entspringen von den Pinnacula, ± divergierend, am Ende hakenförmig.

Raupe an *Clematis vitalba*. Mehr im Südosten Mitteleuropas an warmtrockenen Standorten in tieferen Lagen.

Horisme aemulata (Hübner, 1813) (Abb. 37)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei und den Alpen. Puppe 10,5—12 x 3,3—3,6 mm, rotbraun, mäßig glänzend, mittelfein skulpturiert. Feine Punktgrübchen dorsal auch an der Basis des 8. Abdominalsegmentes. Labrum trapezförmig, Seiten stark gewölbt, Labium mittelgroß, Vorderschenkel mittelgroß. Dorsalrinne kaudal kaum tomentös begrenzt. Mittlerer Kaudalausläufer kurz, breit, der Frontalausläufer viel länger. Lateraleinschnitt fehlt oder nur schwach angedeutet. Kremaster dorsal an der Basis stark gefurcht, auch sonst quergerunzelt. D2 mäßig divergierend, am Ende hakenförmig.

Raupe an *Clematis* spp. Mono- oder bivoltin. Alpen, Karpaten, sonst sehr lokal.

Gattung *Melanthia* Duponchel, 1829

Puppen mittelschlank (Abb. 39) oder gedrungen (Abb. 42), von *Horisme* durch den in Dorsalsicht kürzeren und breiteren Kremaster und/oder kleinere Ausläufer der Dorsalrinne (Abb. 41, 45), sowie kleines Labium zu unterscheiden. Lateraleinschnitt klein oder fehlend (Abb. 40, 46).

Raupen ebenfalls an *Clematis* spp., mono- oder bivoltin, Verpuppung in einem Erdkokon, Puppe überwintert. In Mitteleuropa zwei Arten.

Bestimmungstabelle der Arten

1 Puppe mittelschlank (Abb. 39), 11—12 mm lang, schwarzbraun. Dorsalrinne ohne Frontalausläufer (Abb. 41) .... *M. procellata*
— Puppe gedrungen (Abb. 42), 7—8 mm lang, hell rotbraun. Dorsalrinne mit einem schwachen mittleren Frontalausläufer (Abb. 45) .... *M. alaudaria*

Melanthia procellata (Denis & Schiffermüller, 1775) (Abb. 38—41)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei. Puppe 11—12 x 3,3—3,6 mm, frontal ziem-

lich spitz, schwarzbraun, Exuvie rotbraun. Skulptur mäßig grob, Borsten klein, am 9. Abdominalsegment nicht sichtbar. Punktgrübchen am Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment mittelgroß, scharf, an der Basis des 5.—7. Segmentes dichter. Labrum abgerundet trapezförmig, Labium klein. Dorsalrinne beiderseits schwarz umzogen, mit nur etwa 5 kleinen Kaudalausläufern, der mittlere wenig größer als die übrigen. Kremaster in Dorsalansicht deutlich differenziert, kürzer als breit, quergefurcht, Ventralseite meist kaum konkav. D_2 dick und relativ kurz.

Raupe an *Clematis vitalba*. An trockenwarmen Standorten verbreitet.

Melanthia alaudaria (Freyer, 1846) (Abb. 42—46)
Untersuchtes Material: 3 ♂, 2 ♀ aus der Slowakei. Puppe 7,5—8 x 3,2—3,5 mm, gedrungen rotbraun, Exuvie hell orangebraun, Skulptur mäßig grob. Punktgrübchen am Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment scharf. Borsten winzig, am 9. Segment nicht wahrnehmbar, Labrum trapezförmig, Labium klein, kurz, Vorderschenkel mittelgroß, Enden der Mittelbeine sichtbar. Lateraleinschnitt nicht oder kaum entwickelt. Dorsalrinne dunkel umzogen, kaudal mit zahlreichen kurzen Ausläufern, der mittlere etwas größer. Meist auch ein mittlerer Frontalausläufer vorhanden. Analfeld erhaben, stark gerillt, Übergang zum Kremaster steil. Kremaster dem bei *M. procellata* ähnlich, D_2 jedoch schlanker, Sd_1 näher zu D_1 entspringend.

Raupe an *Clematis alpina*, auch *C. recta*. In den Alpen und Karpaten, in niedrigeren Lagen.

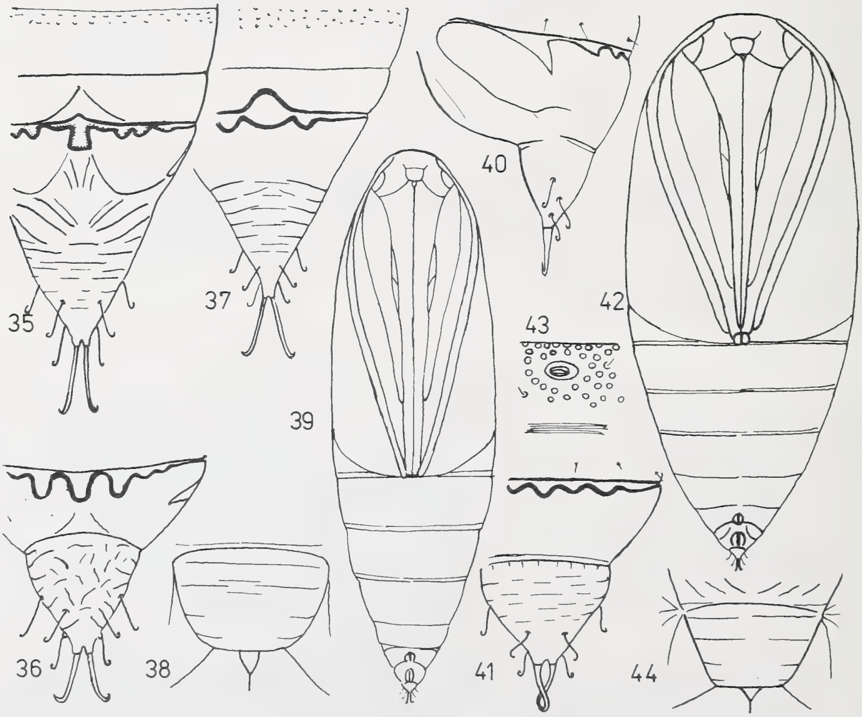


Abb. 35: *Horisme radicaria*, Abb. 36: *H. corticata*, Abb. 37: *H. aemulata*, Abb. 38—41: *Melanthia procellata*, Abb. 42—44: *M. alaudaria*. 35—37, 41 — Abdomenende in Dorsalsicht; 38, 44 — Labrum, Labium; 39, 42 — Habitusbild in Ventralsicht; 40 — Abdomenende in Lateralsicht; 43 — abdominales Spiraculum und Umgebung.

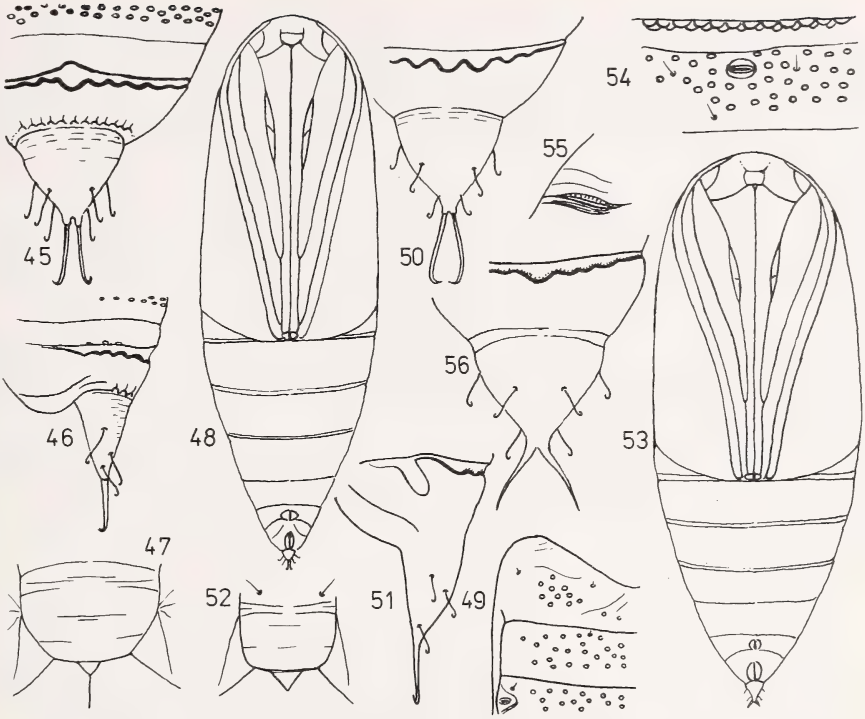


Abb. 45, 46: *Melanthia alaudaria*, Abb. 47—51: *Spargania luctuata*, Abb. 52—56: *Pareulype berberata*. 45, 50, 56 — Abdomenende in Dorsalsicht; 46, 51 — in Lateralsicht; 47, 52 — Labrum, Labium; 48, 53 — Habitusbild in Ventralsicht; 49 — Metanotum, 1.—2. Abdominalsegment; 54 — Spiraculum am 5. Abdominalsegment und Umgebung; 55 — thorakales Spiraculum.

Gattung *Spargania* Guenée, 1857

Puppen mittelschlank, morphologisch denen aus der Gattung *Melanthia* ähnlich. Punktgrübchen am Pronotum meist in je eine subdorsale Gruppe reduziert (Abb. 49). Lateraleinschnitt breit, stumpf. Kaudalausläufer der Dorsalrinne ebenfalls ± kurz, frontalwärts kein Ausläufer vorhanden. Kremaster in Dorsalsicht deutlich kürzer als basal breit, Dorsalseite weniger skulpturiert (Abb. 50, 51).

Raupen an Vertretern der Fam. Oenotheraceae, Puppe oder Raupe überwintert. Mono- oder unvollständig bivoltin. In Mitteleuropa eine Art.

Spargania luctuata (Denis & Schiffermüller, 1775) (Abb. 47—51)
Untersuchtes Material: 3 ♂, 2 ♀ aus der Slowakei. Puppe 9—10 x 3—3,4 mm, dunkel rotbraun, glänzend. Skulptur mittelfein, Borsten klein, am 9. Abdominalsegment sichtbar. Punktgrübchen am Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment klein. Labrum relativ breit, abgerundet, Labium klein, breit dreieckig. Vorderschenkel mittelgroß, Enden der Hinterbeine sichtbar. Thorakales Spiraculum spaltenförmig, Umgebung gefurcht. Abdominale Spiracula klein, elliptisch, in größeren Höfen. Dorsalrinne am Kaudalrand breit schwarz umzogen,

tomentös, mit 5—9 kurzen Kaudalausläufern, der mittlere kaum größer als die übrigen. Lateraleinschnitt breit, seicht, am Ende stumpf abgerundet. Kremaster ventral an der Basis ± eingesunken, dorsal vom 10. Segment gut differenziert, wenig skulpturiert. D_2 relativ lang und dick, an der Basis manchmal etwas gestielt, am Ende hakenförmig.

Raupe vor allem an *Chamaenerion* spp., an frischen, lichten Waldstellen, Schlagflächen usw.

Gattung *Pareulype* Herbulot, 1951

Puppen ziemlich gedrungen (Abb. 53), Punktgrübchen am Metanotum und 1. Abdominalsegment fehlend (Abb. 57), an der Basis des 5. Segments vergrößert und verdichtet (Abb. 54). Labium mittelgroß (Abb. 52). Vorderbeine grenzen relativ eng an die Genae (Abb. 53). Dorsalrinne ohne Frontalausläufer, Kaudalausläufer klein, zahlreich, der mittlere etwas größer. Lateraleinschnitt nicht entwickelt. Kremaster dem bei *Spargania* ähnlich, dorsoventral wenig komprimiert, D_2 an der Basis dick, stark divergierend (Abb. 56, 58).

Raupe an Berberidaceae, Puppe überwintert. An trockenwarmen Standorten, hauptsächlich auf Kalksubstrat. In Mitteleuropa eine Art.

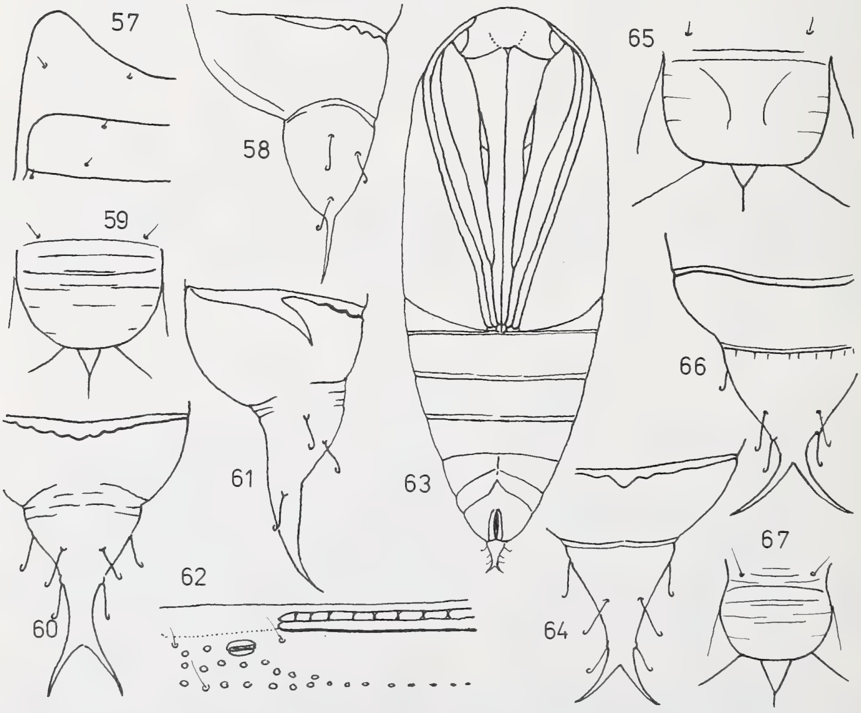


Abb. 57, 58: *Pareulype berberata*, Abb. 59—62: *Rheumaptera hastata*, Abb. 63—64: *R. undulata*, Abb. 65—66: *R. cervinalis*, Abb. 67: *Triphosa dubiata*; 57 — Metanotum und 1. Abdominalsegment; 58, 61 — Abdomenende in Lateralsicht; 59, 65, 67 — Labrum, Labium; 60, 64, 66 — Abdomenende in Dorsalsicht; 62 — Spiraculum am 5. Abdominalsegment und Umgebung; 63 — Habitusbild in Ventralsicht.

Pareulype berberata (Denis & Schiffermüller, 1775) (Abb. 52—58)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei und aus Dänemark. Puppe 7—9 x 3—3,5 mm, heller rotbraun, glänzend, Skulptur mittelfein. Punktgrübchen am 2.—4. Abdominalsegment klein, am 4.—7. mittelgroß, an der Basis des 5. dicht aneinander gedrängt, groß. Borsten deutlich, auch am 9. Segment sichtbar. Labrum abgerundet, Labium mittelgroß, ebenso die Vorderschenkel, Enden der Hinterbeine sichtbar. Thorakales Spiraculum spaltenförmig, Umgebung gefurcht. Abdominale Spiracula ziemlich groß, elliptisch. Dorsalrinne an der Kaudalseite dunkel gesäumt, tomentös, gezähnelt. Der mittlere Ausläufer ± vergrößert. D_2 stark divergierend, basal dick, am Ende fein.

Raupe an *Berberis vulgaris*, Verpuppung in einem Erdkokon, bivoltin.

Gattung *Rheumaptera* Hübner, 1822

Puppen mittelgroß, relativ gedrungen (Abb. 63). Metanotum mit Punktgrübchen (Abb. 49). Dorsal an der Basis des 5. Abdominalsegmentes mit Querrinnen, diese von starken dunklen Leisten umgeben (Abb. 62, 68, 69). Dorsalrinne seicht mit schwachen oder ohne Kaudalausläufer. D_2 am Kremaster stark gebogen, am Ende hakenförmig, stark divergierend (Abb. 60, 64, 66).

Raupen dendrophil, an Vertretern der Berberidaceae, Salicaceae, Betulaceae, Ericaceae, die Puppe überwintert. In Mitteleuropa 5 Arten, 3 von ihnen wurden untersucht.

Bestimmungstabelle der Arten

1 An der Basis des 5. Abdominalsegmentes laufen die Querleisten bis zur Höhe des Spiraculums bzw. noch weiter ventralabwärts herab (Abb. 69). Kremaster kürzer als breit (Abb. 66) . . . . *R. cervinalis*

— An der Basis des 5. Segmentes laufen die Querleisten nicht bis zur Höhe des Spiraculums herab (Abb. 62, 68). Kremaster meist länger als basal breit (Abb. 60, 64) . . 2

2 (1) Am Kremaster entspringt die Borste Sd_1 nahe der Kremasterbasis (Abb. 64). Dorsalquerrinne und Leisten enden weiter entfernt vom Spiraculum (Abb. 68). Kremaster dorsal durch eine tiefe Querfurche vom 10. Segment scharf abgegrenzt, sein Basalteil eher glatt (Abb. 64) . . . . *R. undulata*

— Am Kremaster entspringt die Borste Sd_1 etwa bei ⅓ seiner Länge (Abb. 60). Dorsalrinne und Leisten enden näher zum Spiraculum (Abb. 62). Kremaster dorsal weniger scharf vom 10. Segment abgegrenzt, sein Basalteil quergerunzelt (Abb. 60) *R. hastata*

Rheumaptera hastata (Linnaeus, 1758) (Abb. 59—62)
Untersuchtes Material: 1 ♂, 1 ♀ aus der Slowakei. Puppe 10,5—12,5 x 3,5—4,2 mm, rotbraun, ziemlich glänzend, Skulptur mäßig grob, Punktgrübchen mittelgroß, am Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment deutlich, das 5. Segment jedoch dorsal vorwiegend glatt. Abdomenende spitzer als bei *R. undulata*. Borsten deutlich, am 9. Segment jedoch kaum erkennbar. Labrum abgerundet, Labium mittelgroß, Vorderschenkel ebenso, Hinterbeine verdeckt. Abdominale Spiracula relativ groß, Rahmen hell, Höfe elliptisch. Querrinne an der Basis des 5. Abdominalsegmentes mit zellartigen Grübchen, kaudal von ihr zwei dunkle, parallele Leisten. Lateraleinschnitt lang, schmal. Dorsalrinne ± entwickelt, seicht, ihre Kaudalausläufer klein. Kremaster in Dorsalsicht länger als basal breit, D_2 stark, divergierend, gestielt. Sd_1 entspringt etwa bei ⅓, D_1 bei ½ der Kremasterlänge.

Raupe an Birken. An frischen bis feuchten bzw. moorigen Waldstellen, besonders im Gebirge.

Rheumaptera undulata (Linnaeus, 1758) (Abb. 63, 64, 68)
Untersuchtes Material: 1 ♀ aus Böhmen. Puppe 10 x 3,9 mm, etwas dunkler rotbraun, Abdo-

menende plumper, sonst *R. hastata* ähnlich. Rinne an der Basis des 5. Abdominalsegmentes glatt, Enden der Rinne und der Leisten etwas weiter vom Spiraculum entfernt. Kremaster dorsal schärfer, durch eine tiefe Querfurche vom 10. Abdominalsegment abgegrenzt, Sd_1 entspringen näher an seiner Basis.

An frischen bis feuchten Waldstellen, Bachufern usw., wie die vorige hauptsächlich auf sauren Substraten.

Rheumaptera cervinalis (Scopoli, 1763) (Abb. 65, 66, 69)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei. Puppe 12—15 x 4,7—5,2 mm, rotbraun, ziemlich glänzend. Punktgrübchen wie bei den vorigen, am 5. Abdominalsegment jedoch dorsal auch der Frontalteil glatt. Borsten deutlich, am 9. Segment ganz klein. Labrum breit abgerundet, Labium klein, Vorderschenkel schmal. Enden der Hinterbeine sichtbar. Thorakales Spiraculum spaltenförmig, abdominale gelblich umzogen in schwarzen Höfen. Rinne an der Basis des 5. Abdominalsegmentes zellartig geteilt, läuft ventralwärts über die Spiracula hinaus. Kaudal von ihr zwei etwas kürzere, tiefschwarze Leisten, dazwischen eine weitere, glatte Rinne. Dorsalrinne meist ohne Kaudalausläufer, Lateraleinschnitt stark. D_2 glänzend schwarz, voneinander weggebogen, stark divergierend. Sd_1 entspringt nahe der Kremasterbasis, D_1 beinahe in der Mitte.

Raupe an *Berberis vulgaris*, an warmtrockenen Standorten hauptsächlich auf Kalksubstrat.

Gattung *Triphosa* Stephens, 1829

Relativ große, schlanke Puppen (Abb. 70). Metanotum ohne Punktgrübchen (vgl. Abb. 79). Am 1.—4. Abdominalsegment kleine seichte Grübchen oder Papillen. Am 5.—7. Segment sind die Grübchen bzw. Papillen größer, basal dichter (Abb. 72). Labrum abgerundet, Labium relativ groß (Abb. 67). Am 5. Abdominalsegment ist nur lateral eine vollständige oder andeutungsweise in mehrere Zellen geteilte Quereinsenkung vorhanden, von einer dunklen Leiste gefolgt. Ihr steiler Abfall bis zur Kante frontal vom Spiraculum ist mit dichten unvollständigen Grübchen oder feineren gewellten Leisten bedeckt (Abb. 72, 75). Lateraleinschnitt und Dorsalrinne deutlich, Kaudalausläufer der letzteren kurz. Kremaster meist länger als basal breit, im Basalteil dorsal stark skulpturiert, D_2 dick, relativ kurz, divergierend, die übrigen Häkchen klein, Sd_1 nahe der Basis des Kremasters entspringend (Abb. 73, 74, 76, 77).

Raupen hauptsächlich an Vertretern der Familie Rhamnaceae, Verpuppung in einem Erdkokon. Die Falter überwintern in Höhlen, Kellern usw. An buschigen Standorten (Waldrändern, -steppen, Lehnen). In Mitteleuropa zwei Arten.

Bestimmungstabelle der Arten

1 Lateraleinsenkung an der Basis des 5. Abdominalsegmentes vollständig in mehrere Zellen eingeteilt, ihr steiler Abfall bis zur Kante mit unvollständigen Grübchen besetzt (Abb. 72). Lateraleinschnitt schmal, spitz (Abb. 74). Dorsalrinne mit tieferen Kaudaleinschnitten. Kremaster in Dorsalsicht im Endteil stärker verjüngt (Abb. 73) .... *T. dubitata*

— Lateraleinsenkung (nur im Frontalteil) in Zellen eingeteilt, Abfall zur Kante mit welligen Leisten (Abb. 75). Dorsalrinne mit ganz schwachen Kaudalausläufern. Kremaster in Dorsalsicht in Endteil weniger verjüngt (Abb. 76) .... *T. sabaudiata*

Triphosa dubitata (Linnaeus, 1758) (Abb. 67, 70—74)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei. Puppe 14—17 x 4—5,2 mm, dunkel rotbraun, mäßig glänzend. Mit Ausnahme des Einschnittes lateral am 5. Abdominalsegment sind die Punktgrübchen eher papillenartig. 8.—10. Segment dorsal relativ glatt. Borsten deutlich,

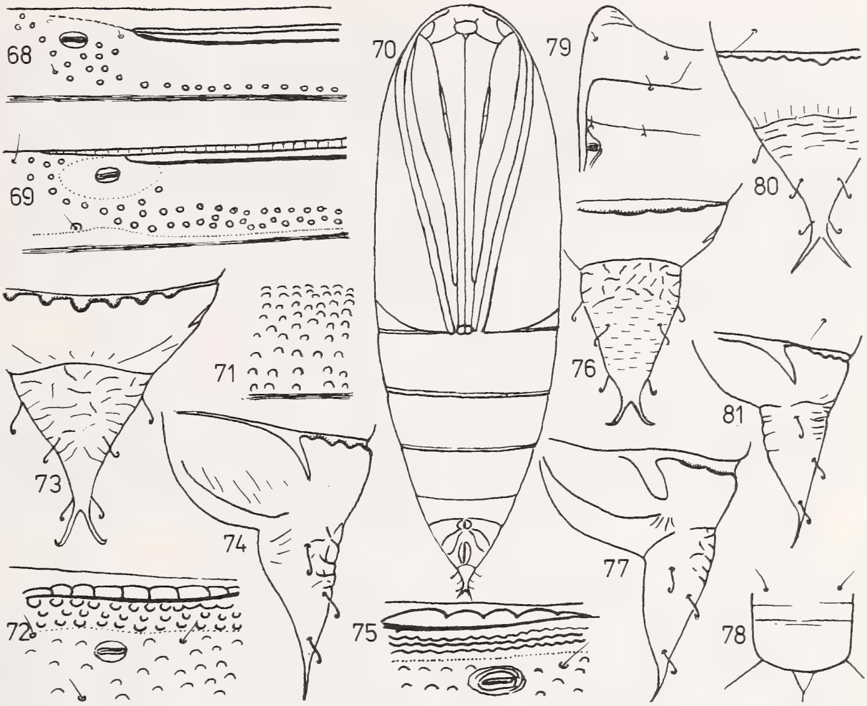


Abb. 68: *Rheumaptera undulata*, Abb. 69: *R. cervinalis*, Abb. 70—74: *Triphosa dubiata*, Abb. 75—77: *T. sabaudiata*, Abb. 78—81: *Philereme vetulata*. 68, 69, 72, 75 — Spiraculum am 5. Abdominalsegment und Umgebung; 70 — Habitusbild in Ventralsicht; 71 — Skulptur am 4. Abdominalsegment; 73, 76, 80 — Abdomenende in Dorsalsicht; 74, 77, 81 — in Lateralsicht; 78 — Labrum, Labium; 79 — Metanotum, 1. und 2. Abdominalsegment (Dorsalsicht, linke Seite).

jedoch dorsal am 9. Segment nicht wahrnehmbar. Lateraleinschnitt schmal, spitz. Dorsalrinne mit ± deutlichen, fein tomentösen Kaudalausläufern. 10. Segment ventral mit deutlichen, gerillten frontolateralen Erhabenheiten. Kremaster am Ende schlank ausgezogen, Dorsalseite außer dem Endteil stark unregelmäßig gefurcht.

Raupe an *Rhamnus*, gelegentlich auch an *Prunus* ssp. u. a. verbreitet.

Triphosa sabaudiata Duponchel, 1830 (Abb. 75—77)
Untersuchtes Material: 1 ♂ aus Österreich. Puppe 17 x 4,4 mm, ockerbraun (Exuvie heller), Kaudalstreifen der beweglichen Segmente ockergelb. 1.—8. Abdominalsegment mit seichten Punktgrübchen, diese am 5.—7. Segment, besonders basal, größer und dichter, dazwischen Runzelung. Borsten relativ klein. Lateraleinschnitt breit, stumpf. Dorsalrinne am Kaudalrand nur gewellt, tomentös. Kremaster dorsal im basalen Drittel stark unregelmäßig gefurcht, Endteil feiner skulpturiert, das Ende schwächer verjüngt als bei *T. dubitata*.

Raupe an *Rhamnus* ssp. Hauptsächlich in den Alpen.

Gattung *Philereme* Hübner, 1825

Mittelgroße bis größere Puppen. Punktgrübchen nur am 5.—7. Abdominalsegment. Quervertiefung lateral an der Basis des 5. Abdominalsegmentes einfach oder doppelt, nicht in mehrere Zellen eingeteilt, ihr Frontalrand nicht gezähnelt (Abb. 83, 85). Labrum mit fast parallelen Seiten, Am Ende abgerundet, Labium mittelgroß (Abb. 78). Borste D2 am 9. Abdominalsegment kräftig, die übrigen nicht sichtbar (Abb. 80, 87). Kremaster ventral an der Basis eingesunken (Abb. 86), sonst der Gattung *Triphosa* ähnlich.

Raupen ebenfalls hauptsächlich an Rhamnaceae. Verpuppung in einem Erdkokon. Überwinterung als Ei. In Mitteleuropa zwei Arten.

Bestimmungstabelle der Arten

1 Quervertiefungen lateral an der Basis des 5. Abdominalsegmentes doppelt (Abb. 83). Puppe kleiner, schlanker (Abb. 82), heller braun .... *P. vetulata*

— Quervertiefungen lateral an der Basis des 5. Abdominalsegmentes einfach (Abb. 85). Puppe größer, gedrungener (Abb. 84), dunkler rotbraun .... *P. transversata*

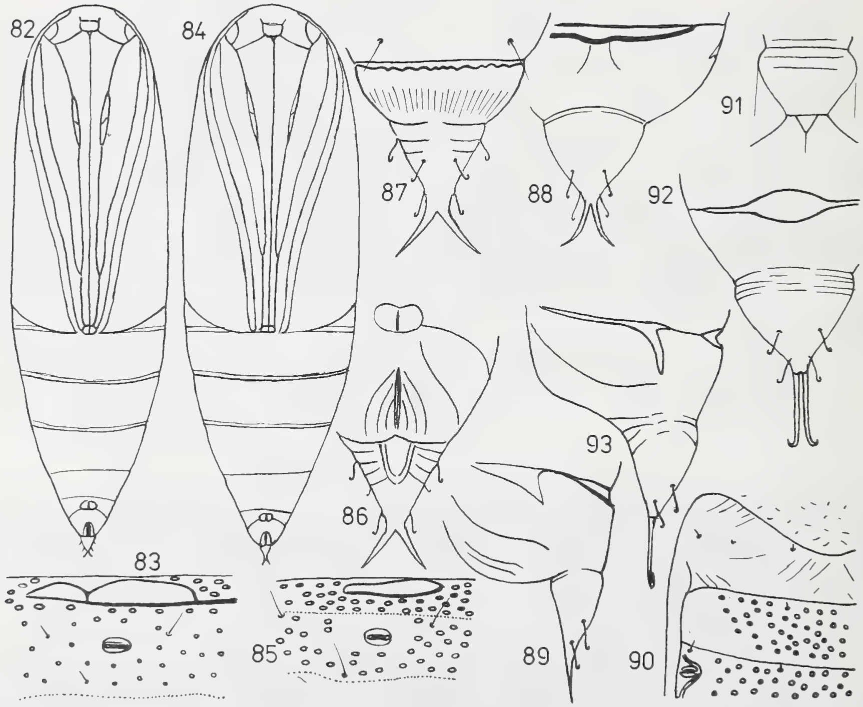


Abb. 82, 83: *Philereme vetulata*, Abb. 84—87: *P. transversata*, Abb. 88—90: *Euphyia unangulata*, Abb. 91—93: *E. biangulata*. 82, 84 — Habitusbild in Ventralsicht; 83, 85 — Spiraculum am 5. Abdominalsegment und Umgebung; 86 — Abdomenende in Ventralsicht; 87, 88, 92 — in Dorsalsicht; 89, 93 — in Lateralsicht; 90 — Metanotum, 1. und 2. Abdominalsegment (Dorsalsicht, linke Seite); 91 — Labrum, Labium.

Philemere vetulata (Dennis & Schiffermüller, 1775) (Abb. 78—83)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei. Puppe 11—12 x 3,2—3,5 mm, rötlich braun, Exuvie hellbraun, glänzend, Skulptur mittelfein. Punktgrübchen mittelgroß, im Basalteil des 5.—7. Abdominalsegmentes größer und dichter. Borsten relativ groß, am 9. Segment aber nur D_2 deutlich. Quervertiefung lateral am 5. Segment aus zwei ungleich großen Teilen bestehend, diese durch eine Querwand getrennt, beide kaudalwärts von einer dickeren Leiste gesäumt. Dorsalrinne seicht, Kaudalseite nur schwach gezähnelt, der mittlere Ausläufer zuweilen etwas größer. Kremaster in Dorsalsicht meist etwas länger (zuweilen auch kürzer) als basal breit, am Ende ± verjüngt, an der Basis quergerunzelt. Borsten D_2 dick, divergierend, die übrigen Borsten klein.

Raupe an *Rhamnus* ssp. und *Frangula alnus*. Bevorzugt frische Standorte.

Philereme transversata (Hufnagel, 1767) (Abb. 84—87)
Untersuchtes Material: 1 ♂, 1 ♀ aus der Slowakei. Puppe 13—14 x 4—4,7 mm, das ♂ dicker, schwarzrotbraun, Exuvie rotbraun, mäßig glänzend, sonst morphologisch *P. vetulata* ähnlich. Quervertiefung lateral an der Basis des 5. Abdominalsegmentes einfach. Lateraleinschnitt stark und tief, Dorsalrinne ebenfalls ziemlich tief, am Kaudalrand nur schwach gezähnelt, nicht tomentös. Dorsalseite des 10. Segmentes längsgerillt. Basis des Kremasters dorsal quergefurcht, D_2 an der Basis dick, divergierend.

Raupe an *Rhamnus*, angeblich auch *Prunus* spp.

Tribus Euphyini

Mittelgroße bis -kleine, mäßig gedrungene Puppen (Abb. 94). Punktgrübchen am Metanotum sowie Rinnen und Leisten an der Basis des 5. Segmentes fehlen. Labium und Vorderschenkel sichtbar. Vorderbeine grenzen an die Antennae nicht länger als an die Oculi. Lateraleinschnitt deutlich. Dorsalrinne im Mittelteil (nicht selten auch dorsalwärts) verbreitert. Kremaster in Dorsalsicht dreieckig, kürzer als basal breit, Seiten oft gewölbt mit nur drei Paaren von Häkchen (Sd_1 fehlen). D_2 viel stärker und länger als die übrigen Kremasterborsten, meist nur mäßig divergierend (Abb. 88, 89, 92, 93).

Raupen hauptsächlich an Stellariaceae. Verpuppung in einem Erdkokon. Überwinterung als Puppe, manchmal auch als Raupe. Oft unvollständig bivoltin. In Mitteleuropa nur eine Gattung.

Gattung *Euphyia* Hübner, 1825

Mit der Charakteristik der Tribus. In Mitteleuropa 4 Arten, 3 konten untersucht werden.

Bestimmungstabelle der Arten

1 Dorsalrinne in der Mitte mäßig ausgebuchtet, ohne Frontalausläufer. Lateraleinschnitt kurz. D_2 am Kremaster divergierend (Abb. 88, 89) .... *E. unangulata*

— Dorsalrinne in der Mitte stark beiderseitig ausgebuchtet. Lateraleinschnitt lang. D_2 am Kremaster kaum divergierend, hakenförmig (Abb. 92, 93, 96, 97) 2

2 (1) Mittlere Ausbuchtung der Dorsalrinne etwa so lang wie ⅓ der Rinne. Seiten des Kremasters in Dorsalsicht stark gewölbt, Borste D_2 fast so lang wie der Kremaster selbst (Abb. 92, 93) .... *E. biangulata*

— Mittlere Ausbuchtung etwa so lang wie ¼ der Dorsalrinne. Kremaster lateral nicht gewölbt, D_2 deutlich kürzer als der Kremaster (Abb. 96, 97) .... *E. frustata*

Euphyia unangulata (Haworth, 1809) (Abb. 88—90, 95)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus Böhmen. Puppe 9—11 x 2,9—3,3 mm, rötlich schwarzbraun, mäßig glänzend, Skulptur mittelfein bis mäßig grob. Borsten klein, am 9. Abdominalsegment kaum erkennbar. Punktgrübchen am 1.—7. Abdominalsegment mittelgroß, scharf, frontal am 5.—7. Segment dichter. Labrum abgerundet, trapezförmig. Labium groß. Vorderschenkel ebenfalls groß und breit. Enden der Hinterbeine sichtbar. Thorakales Spiraculum spaltenförmig, abdominale Spiracula schmal, in elliptischen Höfen. Lateraleinschnitt kurz, breit. Dorsalrinne lateral geschlossen, nur mit einer undeutlichen, kleinen kaudalen Ausbuchtung, beiderseits dick schwarz gesäumt. D_1 entspringen bei ⅔ der Länge der Kremasters, dieser in Lateralsicht keilförmig. D_2 in Dorsalsicht spitz, regelmäßig voneinander weggebogen.

Raupe an *Stellaria* und *Alsine* (*Minuartia*) spp., die Puppe überwintert. Frische bis feuchte Waldstellen, lokal.

Euphyia biangulata (Haworth, 1809) (Abb. 91—94)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei. Puppe 10—12 x 3,2—3,7 mm, rotbraun, mäßig glänzend, Skulptur mittelfein bis mäßig grob. Punktgrübchen am 1.—7. Abdominalsegment, Borsten klein, am 9. Segment nicht sichtbar. Labrum trapezförmig, Labium und Vorderschenkel mittelgroß, Enden der Hinterbeine sichtbar. Thorakales Spiraculum spaltenförmig, abdominale Spiracula schmal, in elliptischen Höfen. Lateraleinschnitt schmal, spitz, steil. Dorsalrinne im Mittelteil, der etwa ⅓ der Gesamtlänge einnimmt, dorsal- und ventralwärts etwa gleichstark verbreitert. 10. Abdominalsegment im Frontalteil erhaben, Analfeld groß, Übergang zum Kremaster mäßig steil. Kremaster in Dorsalsicht im Basalteil eingeschnürt, Seiten gewölbt, Basis quergerunzelt, Kremaster in Lateralsicht keilförmig. Borsten in dessen kaudalem Drittel konzentriert. D_2 so lang wie der Kremaster selbst, schlank, fast parallel, am Ende hakenförmig.

Raupe an *Stellaria*, *Alsine* (*Minuartia*) u. a. Frische bis trockenere Stellen in der Randzone der Waldbestände, lokal.

Euphyia frustata (Treitschke, 1828) (Abb. 96, 97)
Untersuchtes Material: 2 ♂ aus Österreich und der Schweiz. Puppe 10—12 x 3—3,5 mm, *E. biangulata* ziemlich ähnlich, rotbraun, Skulptur mittelfein bis mäßig grob. Punktgrübchen am 1.—7. Abdominalsegment scharf, mittelgroß. Borsten klein. Lateraleinschnitt lang, schmal, den stark entwickelten Lateralwall am 10. Abdominalsegment ± durchbrechend. Der mittlere, stark verbreiterte Teil der Dorsalrinne nimmt etwa ¼ ihrer Gesamtlänge ein. Kaudalausbuchtung größer, mehr abgerundet, Frontalausläufer kleiner, spitzer. Analnaht mit Lateralwällen, Übergang zum Kremaster schräg. Kremaster in Dorsalsicht an der Basis kaum abgeschnürt, Seiten nicht gewölbt, Basis ohne Querfurchen, Skulptur fein, glänzend; in Lateralsicht Dorsalseite ± buckelig. D_2 deutlich kürzer als der Kremaster selbst. Sonst *E. biangulata* ähnlich.

Raupe an *Stellaria*, *Alsine* (*Minuartia*) u. a., Überwinterung als Puppe oder Raupe. Lokal an Wald- und Felssteppenstandorten.

Tribus Operophterini

Puppen mäßig bis stark gedrungen (Abb. 98, 110, 111), Metanotum ohne Punktgrübchen (Abb. 100, 108, 109). Labium und Vorderschenkel verdeckt (Abb. 99, 105). Lateraleinschnitt nicht oder kaum entwickelt (Abb. 102, 113). D_2 am Kremaster stumpfwinklig divergierend oder einander gegenübergestellt (Abb. 101, 112, 116).

Raupen dendrophil. Verpuppung in einem Erdkokon. Überwinterung als Ei, die Falter erscheinen im Spätherbst. In Mitteleuropa zwei Gattungen.

Gattung *Epirrita* Hübner, 1822

Puppen weniger gedrungen, Proboscis nicht verkürzt (Abb. 98). Dorsalrinne in der

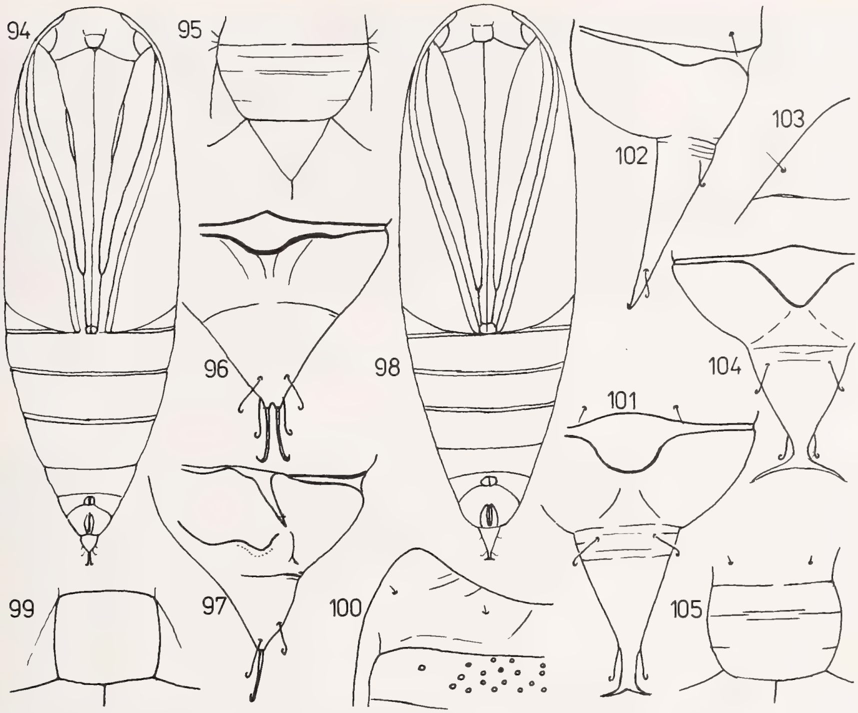


Abb. 94: *Euphyia biangulata*, Abb. 95: *E. unangulata*, Abb. 96, 97: *E. frustata*, Abb. 98—103: *Espirrita dilutata*, Abb. 104: *E. autumnata*, Abb. 105: *Operophtera brumata*. 94, 98 — Habitusbild in Ventralsicht; 95, 99, 105 — Labrum, Labium; 96, 101, 104 — Abdomenende in Dorsalsicht; 97, 102 — in Lateralsicht; 100 — Metanotum, 1. Abdominalsegment, linke Seite; 103 — thorakales Spiraculum.

Mitte stark verbreitert. Kremaster groß, lang, außer D_2 noch mit 2 Paaren kleiner häkchenartiger Borsten (Abb. 101, 104).

Raupen euryphag an Laub-, zuweilen auch an Nadelhölzern. ♀ macropter, flugfähig. Randzone der Waldbestände. In Mitteleuropa drei auch als Puppen ähnliche, ziemlich veränderliche Arten.

Bestimmungstabelle der Arten

1 Kaudaleinschnitt der Dorsalrinne ± spitz, D_2 am Kremaster relativ lang und schlank (Abb. 104) . . . . *E. autumnata*

— Kaudaleinschnitt der Dorsalrinne stumpf abgerundet. D_2 ± kurz, an der Basis dick (Abb. 101, 106) 2

2 (1) Dorsalrinne im Mittelteil relativ stark (fast kreisrund) verbreitert. Kremaster in Dorsalsicht kürzer, sein Stiel schmäler, Basis stärker quergerunzelt, D_2 kleiner (Abb. 101) . . . . *E. dilutata*

— Dorsalrinne im Mittelteil rel. schmal. Kremaster in Dorsalsicht an der Basis schmäler, Stiel breiter, Basalteil weniger gerunzelt, D_2 rel. länger (Abb. 106) . . . . . *E. christyi*

Epirrita dilutata (Denis & Schiffermüller, 1775) (Abb. 98—103)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei. Puppe 10—12 x 3,5—4 mm, rötlich braun, mäßig glänzend, Skulptur mittelfein. 1.—8. Abdominalsegment mit scharfen, mittelgroßen Punktgrübchen. Borsten deutlich, am Clypeus nicht sichtbar, Sd_1 am Pronotum stark, D_1 am 9. Segment klein. Labrum breit, mit langer Kaudalseite und steilen Seiten, Labium verdeckt, manchmal ganz klein sichtbar. Vorderschenkel verdeckt, Enden der Hinterbeine sichtbar. Thorakales Spiraculum spaltenförmig, die abdominalen Spiracula schmal in elliptischen Höfen. Lateraleinschnitt höchstens schwach angedeutet. Dorsalrinne mit großer, fast runder Ausbuchtung beiderseits der Mitte, sonst ohne Ausläufer. Besonders die kaudale Ausbuchtung lang und breit, die frontale ebenso breit, viel kürzer, beide stumpf abgerundet (in den Details ziemlich veränderlich). Analfeld groß, Übergang zum Kremaster steil. Kremaster in Dorsalsicht an der Basis ziemlich breit und quergefurcht, kaudalwärts in einem ziemlich schlanken Stiel verjüngt, der je eine kurze, spitze D_2 trägt. D_1 entspringen nahe der Kremasterbasis, L_1 an der Basis des Stieles.

Raupe an Laubhölzern, wie Eichen, Hainbuchen, Obstbäumen, Feldahorn, mehr im Tief- und Hügelland, im Gebirge an Heidelbeeren.

Epirrita christyi (Allen, 1906) (Abb. 106)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei. Puppe ± kleiner als die vorige, ihr sehr ähnlich. Dorsalrinne in der Mitte weniger stark verbreitert, besonders die kaudale Ausbuchtung breit und kurz, nur wenig länger als die Frontalausbuchtung. Kremaster ist in Dorsalsicht an der Basis relativ schmaler, weniger gerunzelt, der Stiel jedoch breiter, D_2 meist größer, an der Basis dick, spitz.

Raupe bevorzugt Buchen, ferner an Birken, Salweiden, Bergulmen und Bergahorn, vorwiegend in gebirgigen Lagen.

Epirrita autumnata (Borkhausen, 1944) (Abb. 104)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei. Puppe ± so groß wie *E. dilutata*, ihr ähnlich. Dorsalrinne viel stärker und ziemlich spitz kaudalwärts ausgebuchtet, kaum frontalwärts. Kremaster in Dorsalsicht kürzer und breiter, zum Ende stark verjüngt, der Stiel noch schlanker als bei *E. dilutata*, D_2 viel länger, schlanker, spitz. Kremaster dorsal an der Basis ± gerunzelt.

Raupe bevorzugt Weiden und Birken, aber auch Lärchen, Weißtannen und andere Nadelhölzer. Mehr im Gebirge.

Gattung *Operophtera* Hübner, 1825

Puppen kleiner und gedrungener (insbes. das ♀) als bei *Epirrita*. Proboscis verkürzt, Vorderbeine so lang wie die Mittelbeine, grenzen relativ lang an die Genae (Abb. 107, 110, 111). Dorsalrinne seicht und schmal, in der Mitte kaum verbreitert, Kaudalrand nur kurz gezähnelt. Lateraleinschnitt nicht entwickelt. Kremaster kurz, nur mit D_2, diese einander gegenüberstehend oder stumpfwinklig divergierend (Abb. 112, 113, 116, 117).

Raupen euryphag an Laub-, selten auch Nadelhölzern. ♀ mit verkümmerten Flügeln, flugunfähig. Frische bis feuchte Waldstandorte, Gärten und Alleen usw. In Mitteleuropa 2 Arten.

Bestimmungstabelle der Arten

1 Kremaster in Dorsalsicht schmal stielartig, D_2 stehen einander gegenüber, kurz, spitz (Abb. 112) .... *O. brumata*
— Kremaster in Dorsalsicht an der Basis breit, in einen kurzen Stiel verjüngt, D_2 lang, spitz, stumpfwinklig abstehend (Abb. 116) .... *O. fagata*

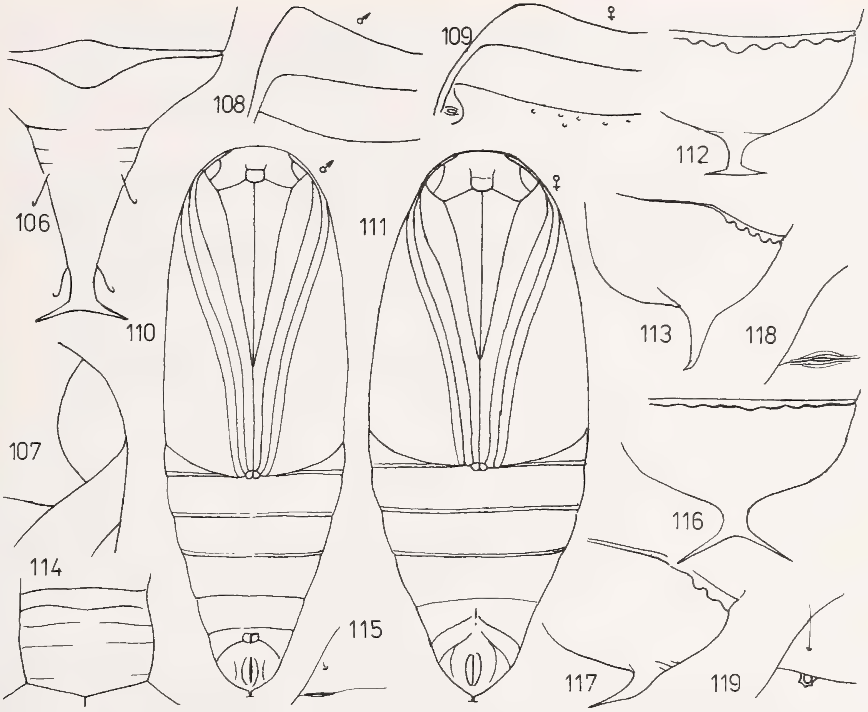


Abb. 106: *Epirrita christyi*, Abb. 107—113: *Operophtera brumata*, Abb. 114—117: *O. fagata*, Abb. 118: *Perizoma affinitata*, Abb. 119: *P. lugdunaria*. 106, 112, 116 — Abdomenende in Dorsalsicht; 107 — Oculus und Umgebung; 108, 109 — Metanotum, 1. (bzw. 1. und 2.) Abdominalsegment, linke Seite; 110, 111 — Habitusbild in Ventralsicht; 113, 117 — Abdomenende in Lateralsicht; 115, 118, 119 — thorakales Spiraculum.

Operophtera brumata (Linnaeus, 1758) (Abb. 105, 107—113)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei. Puppe 7—8,5 x 2,6—3,1 mm, ♂ schlanker als ♀, Frontolateralausläufer des Metanotums bei ♂ spitzer, beim ♀ abgerundet. Färbung rötlich braun, Skulptur fein, stellenweise mittelfein, Punktgrübchen am 1. Abdominalsegment fast stets fehlend, am 2.—3. einzeln, oder auch nicht vorhanden, am 4. klein, am 5.—7. mittelgroß, ziemlich scharf. Borsten winzig. Labrum breit, hinten abgerundet, Seiten steil. Proboscis kaum von ⅔ der Länge der Vorderbeine, Enden der Hinterbeine klein. Thorakales Spiraculum spaltenförmig, die abdominalen schmal in elliptischen Höfen. Dorsalrinne mit zahlreichen Zähnchen an der Kaudalseite, die etwas tiefer als die bei *O. fagata* sind. Kremaster klein, bald in einem langen und schlanken Stiel übergehend, der am Ende die kurzen, spitzen, einander gegenüberstehenden D_2 trägt.

Raupe euryphag an vielen Laubhölzern, bevorzugt werden Eichen und Apfelbäume u. a., an diesen oft schädlich. Neuerdings auch als Schädlinge an Fichten (in Schottland). Im Gebirge an Heidelbeeren.

Operophtera fagata (Scharfenberg, 1806) (Abb. 114—117)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei. Durchschnittlich etwas größer als die vorige, dunkel rötlich braun, sonst *O. brumata* ähnlich. Labrum mehr eckig. Dorsalrinne schwächer, Kaudalausläufer seichter, nur gewellt. Kremaster in Dorsalsicht trapezförmig, nur

einen kurzen Stiel bildend, an dessen Ende D_2 relativ lang, spitz, stumpfwinklig divergierend. Raupe weniger euryphag, bevorzugt Buchen und Birken, auch an Eichen und Hainbuchen (in Rotbuchen-Mischbeständen). Vorzugsweise in Gebirgswäldern.

Tribus Perizomini

Vorwiegend kleine, seltener mittelgroße, oft ± gedrungene Puppen (Abb. 123, 133), Skulptur meist mäßig fein. Labium und Vorderschenkel vorhanden. Vorderbeine grenzen an die Antennae meist kürzer, selten wenig länger als an die Oculi. Lateraleinschnitt oft ± reduziert (Abb. 122, 144), seltener gut entwickelt (Abb. 153, 155). Dorsalrinne sichtbar, verschiedenartig gestaltet. Kremaster gut entwickelt, in Dorsalsicht am Ende ± stielartig vorgezogen, die langen, stachelartigen Borsten D_2 in unterschiedlichen Winkeln divergierend (Ausnahme: *Perizoma incultaria*, Abb. 156). außerdem am Kremaster 1—3 Paare von kleinen, hakenartigen Borsten oder keine weiteren Borsten (Abb. 126, 130, 150, 152).

Raupen oft in Blüten und Samen von krautigen Pflanzen, seltener an Blättern, ausnahmsweise minierend. Bevorzugt werden die Pflanzenfamilien Dianthaceae, Ranunculaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae, seltener z. B. Primulaceae, Gentianaceae, Ericaceae u. a. Verpuppung meist in einem Erdkokon, Überwinterung als Puppe, seltener als Raupe oder Ei. In Mitteleuropa zwei Gattungen.

Gattung *Perizoma* Hübner, 1825

Kleine, seltener mittelgroße Arten. Frontolaterale Ausläufer des Metanotums ± abgerundet (Abb. 140). Am Kremaster Sd_1 oft fehlend oder nicht nahe an dessen Basis entspringend (Abb. 135, 152, 156), wenn doch, weist die Dorsalrinne wenige Ausläufer auf (Abb. 143).

Raupen oft in Blüten oder Samen der Nährpflanzen. In Mitteleuropa rd. 17 Arten, von denen 10 untersucht werden konnten.

Bestimmungstabelle der Arten

1 D_2 am Kremaster fast parallel, am Ende hakenförmig (Abb. 156) . . . . *P. incultaria*

— D_2 von Anfang an winklig divergierend, Kremaster hinten in einen (manchmal nur kurzen) Stiel ausgezogen (Abb. 126, 130, 135, 143) 2

2 (1) Dorsalrinne mit einem breiten Frontal-, jedoch ohne deutliche Kaudalausläufer (Abb. 139) . . . . *P. flavofasciata*

— Dorsalrinne ohne Frontalausläufer (Abb. 126, 152) 3

3 (2) Der mittlere Kaudalausläufer der Dorsalrinne stark vergrößert, die übrigen höchstens klein. Sd_1 am Kremaster vorhanden (Abb. 143, 152) 4

— Mittlerer Kaudalausläufer der Dorsalrinne nicht vorhanden oder wenig größer als die übrigen (dann Borste Sd_1 am Kremaster fehlend (Abb. 121, 126) . 5

4 (3) Mittlerer Ausläufer der Dorsalrinne stumpfwinklig. Borste Sd_1 von der Wurzel des Kremasters entfernt (Abb. 152). Metanotum ohne Punktgrübchen (vgl. Abb. 90) . . . . *P. parallelolineata*

— Mittlerer Ausläufer der Dorsalrinne recht- oder spitzwinklig. Borste Sd_1 nahe der Kremasterbasis entspringend (Abb. 143). Metanotum mit Punktgrübchen (Abb. 140) . . . . *P. didymata*

5 (3) Kremaster mit 4 Paaren von Borsten, alle von seinem Kaudaldrittel entspringend. Dorsalrinne ohne Kaudalausläufer. Kremaster kürzer als basal breit (Abb. 146). Thorakales Spiraculum fast kreisförmig (Abb. 147) . . . . *P. obsoletaria*

— Kremaster mit 1—4 Paaren von Borsten (Abb. 121, 126, 130, 135). Wenn 4 Paare vorhanden, entspringt Sd_1 nahe seiner Wurzel (Abb. 121), bzw. thorakales Spiraculum spaltenförmig (Abb. 118, 142) 6

6 (5) Kremaster nur mit einem Paar von Borsten (D_2), die gabelartig von seinem langen Endstiel entspringen (Abb. 126). Thorakales Spiraculum spaltenförmig (vgl. Abb. 118) .... *P. alchemillata*

— Kremaster mit 2—4 Paaren von Borsten, sein stielartiger Endteil kürzer (Abb. 121, 130, 135). Thorakales Spiraculum breit (Abb. 119, 132) oder spaltenförmig (Abb. 118) 7

7 (6) Dorsalrinne mit deutlichen Kaudalausläufern, der mittlere größer als die übrigen (Abb. 150). Thorakales Spiraculum spaltenförmig (vgl. Abb. 118) ..... *P. sagittata*

— Dorsalrinne ohne deutliche Kaudalausläufer (Abb. 121, 135) 8

8 (7) Borste Sd_1 an der Basis des Kremasters vorhanden (Abb. 121). Thorakales Spiraculum spaltenförmig (Abb. 118) .... *P. affinitata*

— Borste Sd_1 fehlend. Thorakales Spiraculum breit, fast kreisförmig (Abb. 119, 132) 9

9 (8) Kremaster an der Basis relativ schmal, Endteil etwas abgesetzt, rd. ⅓ der Kremasterlänge ausmachend. Borsten D_1 vorhanden (Abb. 135) .... *P. blandiata*

— Kremaster an der Basis breiter, Endstiel kürzer und nicht abgesetzt. Borsten D_1 am Kremaster nicht vorhanden (Abb. 130) .... *P. lugdunaria*

Perizoma affinitata (Stephens, 1831) (Abb. 118, 120—122)
Untersuchtes Material: 3 ♂, 3 ♀ aus der Slowakei und Polen. Puppe relativ groß, 8—9,5 x 2,8—3,6 mm, braun, Skulptur mittelfein. Punktgrübchen am 4.—9. Abdominalsegment nicht erkennbar, Flügelscheiden mit angedeuteten Adern. Labrum abgerundet trapezförmig, Labium mittelgroß. Thorakales Spiraculum spaltenförmig. Lateraleinschnitt nicht entwickelt. Dorsalrinne seicht, ohne deutlichere Ausläufer. 10. Abdominalsegment in Ventralsicht breit, Seiten stark gewölbt, Analnaht mit Lateralwällen, Übergang zum Kremaster steil. Kremaster in Dorsalsicht wenig abgesetzt, etwa so lang wie breit, allmählich in den Stiel übergehend, basal etwas gerunzelt. D_2 lang, fast gerade, spitzwinklig divergierend, die übrigen Borsten klein, hakenförmig. Sd_1 nahe der Basis des Kremasters, D_1 hinter der Mitte, L_1 etwa bei ⅔ der Kremasterlänge entspringend. Kremaster in Lateralsicht nur mäßig komprimiert, D_2 etwas geneigt.

Raupe an Blüten und Früchten von *Melandrium* und *Lychnis* spp. die Puppe überwintert. Lokal an frischen Standorten, manchmal unvollständig bivoltin.

Perizoma alchemillata (Linnaeus, 1758) (Abb. 123—127)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei. Puppe mäßig gedrungen, 6—7 x 2—2,4 mm, honigbraun, mäßig glänzend, Skulptur mittelfein bis fein. 2.—4. Abdominalsegment mit kleinen, unscharfen, 5.—7. mit größeren, scharfen Punktgrübchen. Borsten winzig. Labrum halbkreisförmig, Labium klein, Vorderschenkel mittelgroß. Thorakales Spiraculum spaltenförmig, die abdominalen erhaben, elliptisch. Lateraleinschnitt nicht entwickelt. Dorsalrinne seicht, schmal, Kaudalrand ± wellig. 10. Abdominalsegment ventral dem von *P. affinitata* ähnlich. Kremaster in Dorsalsicht abgesetzt, Seiten gewölbt, Kaudalhälfte stielartig. In Lateralsicht ist der Kremaster an der Dorsalseite etwas konkav. D_2 lang, stumpfwinklig gebogen divergierend, in Lateralsicht geneigt. Die übrigen Borsten nicht vorhanden.

Raupe in Blüten und Samen verschiedener Lamiaceae (z. B. *Galeopsis*, *Stachys*), oft bivoltin, Verpuppung der 1. Generation auch an der Pflanze. Überwinterung als Puppe oder Raupe. An frischen Standorten, wie Schlagflächen, Uferzonen der Waldbäche u. a.

Perizoma lugdunaria (Herrich-Schäffer, 1855) (Abb. 119, 128—131, 133)
Untersuchtes Material: 2 ♂ aus der Slowakei. Puppe gedrungen, 6,5—7 x 2,6—2,8 mm, honiggelb, Kaudalränder der Abdominalsegmente und das Abdomenende mehr braun, Suturae fein, dunkel. Skulptur mittelfein. Punktgrübchen am 1.—2. Abdominalsegment kaum sichtbar, am 5.—7. Segment größer, seicht. Borsten ziemlich groß, von Pinnacula entspringend (Clypeus, Frons), am 9. Abdominalsegment nicht sichtbar. Labrum breit abgerundet, Labium klein,

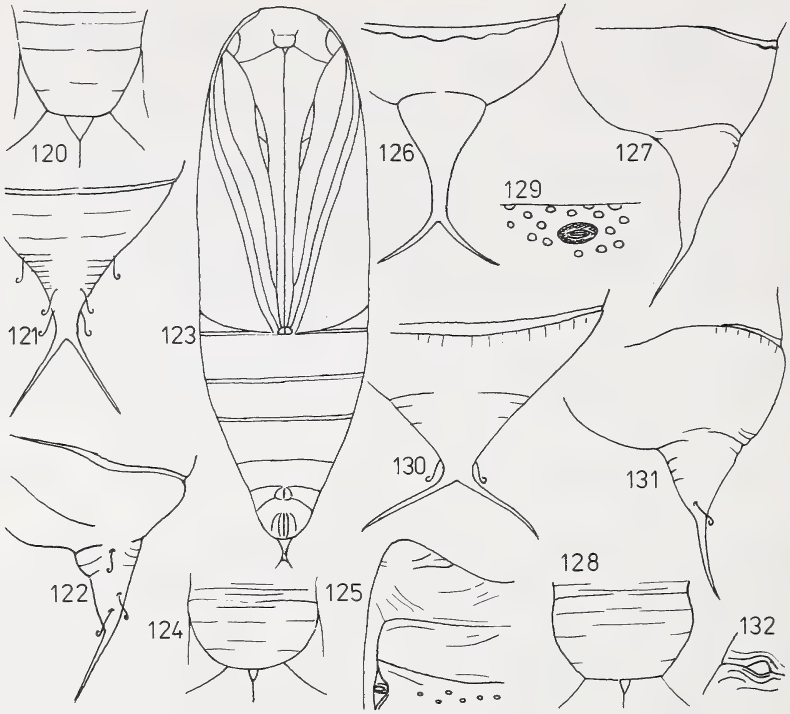


Abb. 120—122: *Perizoma affinitata*, Abb. 123—127: *P. alchemillata*, Abb. 128—131: *P. lugdunaria*, Abb. 132: *P. landiata*. 120, 124, 128 — Labrum, Labium; 121, 126, 130 — Abdomenende in Dorsalsicht; 122, 127, 131 in Lateralsicht; 123 — Habitusbild in Ventralsicht; 125 — Metanotum, 1. und 2. Abdominalsegment, linke Seite; 129 — abdominales Spiraculum; 132 — thorakales Spiraculum.

Vorderschenkel mittelgroß, Enden der Hinterbeine nicht sichtbar. Thorakale Spiracula fast kreisrund, die abdominalen klein, elliptisch, dunkel. Lateraleinschnitt nicht entwickelt. Dorsalrinne deutlich, aber ohne unterscheidbare Ausläufer. 10. Abdominalsegment an der Basis längsgerunzelt, ventral breit, Analfeld groß, Übergang zum Kremaster steil. Kremaster in Dorsalsicht wenig abgesetzt und skulpturiert, kürzer als basal breit, verjüngt sich steil in einem kurzen Endstiel, der sehr lange, stumpfwinklig divergierende D_2-Borsten trägt. Außerdem noch kleine L_1 sichtbar.

Raupe in Früchten von *Cucubalus baccifer*. Puppe überwintert in einem Erdkokon, meist univoltin. An frischen bis feuchten, buschigen Standorten (Uferzone von Gewässern usw.), lokal.

Perizoma blandiata (Denis & Schiffermüller, 1775) (Abb. 132, 134—136)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus der Slowakei. Puppe gedrungen, 5—6 x 2—2,5 mm, honigbraun, Skulptur mittelfein. Punktgrübchen nur am 5.—7. Abdominalsegment deutlicher, seicht. Borsten klein. Labrum halbkreisförmig, Labium klein, Vorderschenkel mittelgroß, Enden der Hinterbeine sichtbar. Thorakale Spiracula breit, fast kreisförmig, die abdominalen klein, elliptisch, dunkelbraun gesäumt. Lateraleinschnitt nicht, Dorsalrinne schwach entwickelt, seicht, ohne deutlichere Ausläufer. Kremaster in Dorsalsicht schwach abgesetzt,

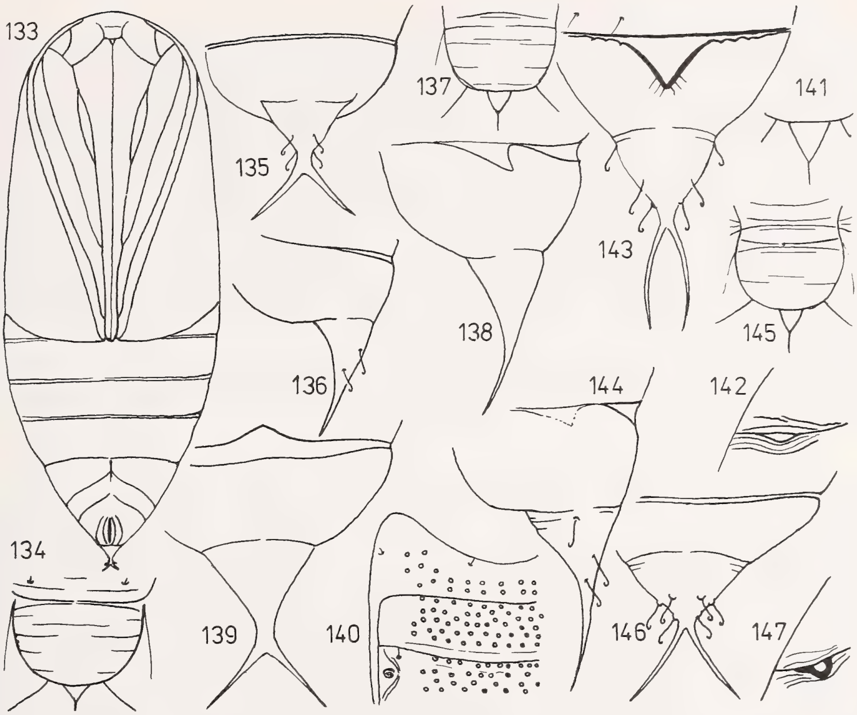


Abb. 133: *Perizoma lugdunaria*, Abb. 134—136: *P. blandiata*, Abb. 137—139: *P. flavofasciata*, Abb. 140—144: *P. didymata*, Abb. 145—147: *P. obsoletaria*. 133 — Habitusbild in Ventralsicht; 134, 137, 141, 145 — Labrum und Labium (141 — nur Labium); 135, 139, 143, 146 — Abdomenende in Dorsalsicht; 136, 138, 144 — in Lateralsicht; 140 — Metanotum, 1. und 2. Abdominalsegment, linke Seite; 142, 147 — thorakales Spiraculum.

basal breit, gewölbt, sein Stiel relativ lang, dunkelbraun, ebenso wie die stark divergierenden Borsten D_2. Außerdem kleine Borsten D_1 und L_1 vorhanden, Kremaster in Lateralsicht keilförmig.

Raupe an Blüten und Früchten von *Euphrasia* spp. Verpuppung in einem Erdkokon, die Puppe überwintert. Meist univoltin. Trockenere Waldwiesen, Weiden usw.

Perizoma flavofasciata (Thunberg, 1792) (Abb. 137—139)
Untersuchtes Material: 1 ♀ aus der Slowakei. Puppe gedrungen, 7—8 x 3 mm, rotbraun, mäßig glänzend, Skulptur mittelfein bis mäßig grob, Punktgrübchen relativ groß und tief am 1.—8. Abdominalsegment. Adern der Flügelscheiden deutlich. Borsten klein, am 9. Segment nicht sichtbar. Labrum abgerundet, Labium und Vorderschenkel mittelgroß. Enden der Hinterbeine verdeckt. Thorakales Spiraculum spaltenförmig. Lateraleinschnitt schwach angedeutet. Dorsalrinne ziemlich tief, ohne Kaudal-, jedoch mit einem ziemlich großen Frontalausläufer in der Mitte. Kremaster in Dorsalsicht schwach abgesetzt, Stiel ziemlich lang, D_2 groß, ± rechtwinklig gestellt, außerdem keine anderen Borsten. Kremaster in Lateralsicht keilförmig, D_2 mäßig geneigt.

Raupe in Blüten und Früchten von *Melandrium* und *Lychnis* spp., verpuppt sich in einem Erdkokon, die Puppe überwintert. Manchmal unvollständig bivoltin. An Gewässern, Feldern, an Ruderalstellen, usw.

Perizoma didymata (Linnaeus, 1758) (Abb. 140—144)
Untersuchtes Material: 4 ♂, 1 ♀ aus der Slowakei und aus Dänemark. Puppe mäßig gedrungen, 8—9 x 3—3,5 mm, dunkelbraun, Exuvie heller braun, glänzend. Skulptur mittelfein, Borsten auch am 9. Abdominalsegment deutlich. Punktgrübchen scharf, am Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment. Labrum an den untersuchten Puppen nicht erhalten, Labium mittelgroß, Vorderschenkel mittelgroß, schmal, Enden der Hinterbeine sichtbar. Thorakales Spiraculum spaltenartig, relativ breit, die abdominalen Spiracula elliptisch, etwas erhaben, Höfe dunkler. Lateraleinschnitt ± angedeutet. Dorsalrinne tief, beiderseits dick schwarz umzogen. Mittlerer Kaudalausläufer groß, ± spitz, außerdem höchstens einige Wellenzähne. Analfeld groß, längsgefurcht. Übergang zum Kremaster steil. Kremaster in Dorsalsicht nicht oder kaum länger als basal breit, an der Basis ± quergefurcht, Stiel mittelkurz, D_2 lang, spitzwinklig gestellt, gebogen oder gerade. Außerdem 3 Paare kleiner Häkchen: Sd_1 entspringen nahe der Basis, D_1 etwa in der Mitte, L_1 an der Basis des Stieles. Kremaster in Lateralsicht wenig komprimiert, keilförmig.

Raupe polyphag an krautigen Pflanzen und Zwergsträuchern, bevorzugt *Vaccinium* spp., überwintert wahrscheinlich jung, verpuppt sich in einem Erdkokon. Frische Waldstellen auf saurem Substrat.

Perizoma obsoletaria (Herrich-Schäffer, 1838) (Abb. 145—148)
Untersuchtes Material: 1 ♂, 2 ♀ aus Österreich und der Schweiz. Puppe mäßig gedrungen, 8—9 x 2,8—3 mm, rötlich braun, glänzend, Skulptur mittelfein. 1.—7. Abdominalsegment mit Punktgrübchen, Borsten klein. Labrum abgerundet, Labium mittelgroß, Vorderschenkel mittelgroß, Enden der Hinterbeine sichtbar. Thorakales Spiraculum fast kreisrund, die abdominalen Spiracula elliptisch, Höfe relativ groß, dunkelbraun. Lateraleinschnitt höchstens schwach angedeutet, Dorsalrinne seicht, ohne Ausläufer. 10. Abdominalsegment ventral breit, Seiten gewölbt, Analnaht mit Lateralwällen. Kremaster in Dorsalsicht dreieckig, viel kürzer als breit, wenig skulpturiert, Kaudalstiel kurz. D_2 länger als der Kremaster selbst, spitzwinklig gestellt, mäßig voneinander weggebogen. Die übrigen 3 Borstenpaare klein, hakenförmig, im Endteil des Kremasters konzentriert. Kremaster in Lateralsicht keilförmig.

Raupe an Blüten und Früchten von *Gentiana* spp. (s. lat.), Verpuppung in einem Erdkokon, die Puppe überwintert. In höheren Gebirgen, vor allem den Alpen und Karpaten.

Perizoma sagittata (Fabricius, 1787) (Abb. 149, 150)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus Böhmen. Puppe gedrungen, 8—9,5 x 3,8—4,2 mm, rotbraun, Flügelscheiden grünlich, Abdomen dunkler, Puppe mäßig glänzend. Skulptur mittelfein. Punktgrübchen am 1.—8. Abdominalsegment mittelgroß, scharf. Borsten am 9. Segment undeutlich. Labrum trapezförmig, Labium klein, Vorderschenkel mittelgroß, Hinterbeinenden sichtbar. Thorakales Spiraculum spaltenförmig. Abdominale Spiracula elliptisch in dunklen Höfen. Lateraleinschnitt höchstens schwach angedeutet. Dorsalrinne beiderseits schwarz gesäumt mit deutlichen, kurzen Kaudalausläufern, der mittlere am größten. Analfeld groß, Übergang zum Kremaster ventral steil. Kremaster in Dorsalsicht ± so lang wie basal breit, Seiten gewölbt, Stiel mäßig lang, mit gabelartig angeordneten, langen Borsten D_2, schwarz gefärbt. Außerdem entspringen D_1 von der Mitte der Kremasterlänge, L_1 von der Basis des Stieles. Kremaster in Lateralsicht keilförmig, D_2 schräg dorsad gerichtet.

Raupe an *Thalictrum* spp., hauptsächlich an Blüten und Samen. Verpuppung in einem Erdkokon, die Puppe überwintert, monovoltin. Lokal in feuchtem und moorigem Gelände.

Perizoma parallelolineata (Retzius, 1783) (Abb. 151—153)
Untersuchtes Material: 1 ♀ aus Österreich. Puppe mäßig gedrungen, 8,8 x 3,2 mm, dunkelbraun, Kaudalquerstreifen am 4.—7. Abdominalsegment braungelb. Skulptur grob, 1.—8. Segment mit Punktgrübchen. Borsten am Pronotum und an den mittleren Abdominalsegmenten deutlich. Labrum an der untersuchten Puppe nicht erhalten, Labium und Vorderschenkel mittelgroß. Enden der Hinterbeine sichtbar. Thorakales Spiraculum spaltenförmig, die abdominalen Spiracula elliptisch, ihre Höfe eingesunken. Dorsalrinne ± seicht, mit einem einzigen stumpfwinkligen Kaudalausläufer. Analfeld stark gefurcht, Analnaht mit Lateralwällen. Sei-

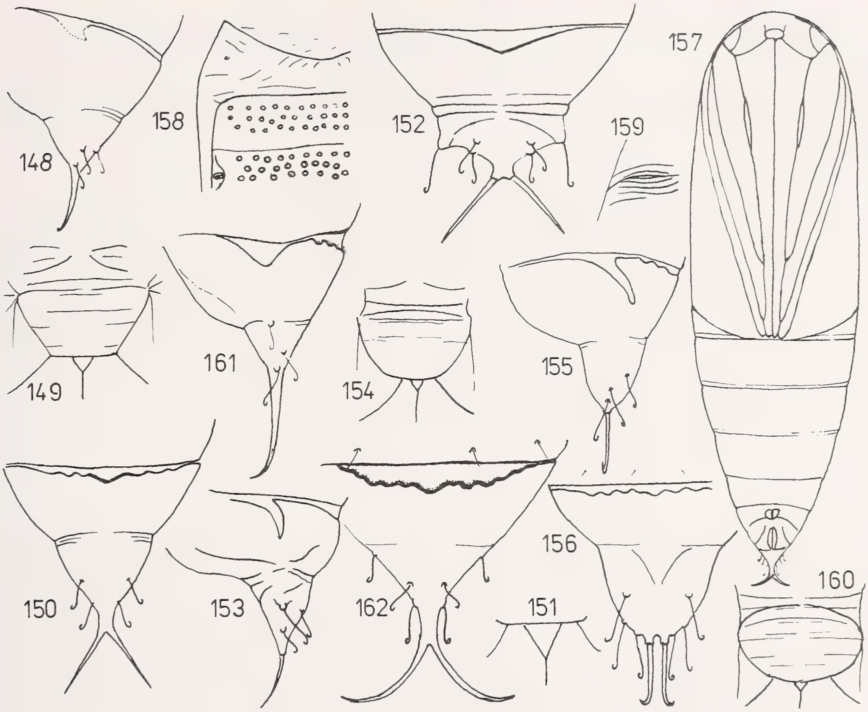


Abb. 148: *Perizoma obsoletaria*, Abb. 149, 150: *P. sagittata*, Abb. 151—153: *P. parallelolineata*, Abb. 154—156: *P. incultaria*, Abb. 157—162: *Baptria tibiale*. 148, 153, 155, 161 — Abdomenende in Lateralsicht; 149, 151, 154, 160 — Labrum und Labium (151 — nur Labium); 150, 152, 156, 162 — Abdomenende in Dorsalsicht; 157 — Habitusbild in Ventralsicht; 158 — Metanotum, 1. und 2. Abdominalsegment, linke Seite; 159 — thorakales Spiraculum.

ten des 10. Segmentes schräg. Kremaster in Dorsalsicht kurz, breit, basal mit parallelen Seiten und stark quergefurcht. D_2 lang, divergierend, an einem kurzen Stiel. Die übrigen Borsten mittellang, hakenförmig, von Pinnacula entspringend, die von Sd_1 besonders stark. Kremaster in Lateralsicht keilförmig.

Raupe euryphag an krautigen Pflanzen, Verpuppung in einem Erdkokon. Überwinterung als Ei, monovoltin. Trockenere Waldwiesen, Parkgelände, besonders im Gebirge.

Perizoma incultaria (Herrich-Schäffer, 1848) (Abb. 154—156)
Untersuchtes Material: 1 ♂ aus Österreich. Puppe relativ schlank, 7,6 x 2,3 mm, ockerbraun, Kaudalquerbänder an den mittleren Abdominalsegmenten gelb. Skulptur mittelgrob, Punktgrübchen am 1.—8. Abdominalsegment weniger scharf, Borsten klein, am 9. Segment sichtbar. Labrum abgerundet, Labium klein, Vorderschenkel mittelgroß, Enden der Hinterbeine verdeckt. Antennae überragen die Flügelscheiden leicht und berühren sich. Thorakale Spiracula spaltenförmig, die abdominalen schmal mit ovalen Höfen. Lateraleinschnitt relativ seicht, lang, schmal gebogen. Dorsalrinne seicht, schmal, Kaudalausläufer klein, zahlreich. Analfeld groß. Kremaster in Dorsalsicht länglich halbkreisförmig, in Lateralsicht etwas komprimiert, stumpf. Stiel am Ende nicht entwickelt, Skulptur rel. fein. D_2 viel stärker und länger

als die übrigen Borsten, hakenförmig, fast parallel. L_1 entspringt nahe an D_1 etwa in der Mitte der Kremasterlänge, Sd_1 kaudal von D_1. Ventralseite des Kremasters an der Basis etwas eingesunken.

Raupe an *Primula* spp., angeblich auch an *Saxifraga* und *Bartsia*, meist bivoltin, die 1. Generation blattminierend, die 2. in den Früchten. Alpen und Karpaten, auf felsigem Gelände.

Gattung *Baptria* Hübner, 1825

Puppen mittelgroß (rd. 10 mm lang), mittelschlank (Abb. 157), Labium und Vorderschenkel klein, Vorderbeine grenzen an die Antennae ein wenig länger als an die Oculi (Abb. 157). Metanotum mit spitzen frontolateralen Ausläufern, ohne Punktgrübchen (Abb. 158). Lateraleinschnitt klein (Abb. 161). Dorsalrinne im Mittelteil verbreitert, mit zahlreichen kleinen Kaudalausläufern. Kremaster in Dorsalsicht am Ende stielartig, D_2 sehr lang, sichelartig gebogen, die übrigen 3 Paare von Borsten klein, hakenartig, Sd_1 nahe der Basis des Kremasters entspringend.

Raupen an Ranunculaceae. In Mitteleuropa nur eine Art.

Baptria tibiale (Esper, 1791) (Abb. 157—162)
Untersuchtes Material: 1 ♂ aus Österreich. Puppe 9,8 x 3 mm, trüb rotbraun, Skulptur mittelfein bis mäßig grob, 1.—8. Abdominalsegment mit großen, scharfen Punktgrübchen. Borsten auch am 9. Segment deutlich, nur Cl_1 kaum sichtbar. Labrum abgerundet, fast elliptisch, Labium sehr klein. Hinterbeine ± verdeckt, Mittelbeine etwas kürzer als die Antennae und die Proboscis. Thorakales Spiraculum spaltenförmig, die abdominalen Spiracula mit verdickten Rahmen in elliptischen Höfen. Frontolaterale Ausläufer des Metanotums spitz. Dorsalrinne an den Seiten schmal, Mittelteil (rd. ⅔ der Länge) verbreitert, beiderseits schwarz umzogen, hinten tomentös. 10. Segment ventral mit schrägen Seiten, ziemlich gefurcht, Analnaht mit Wällen an den Seiten. Kremaster in Dorsalsicht dreieckig, der Stiel relativ lang, D_2 sehr lang, sichelartig auseinandergebogen, Sd_1 nahe der Basis des Kremasters, D_1 etwa bei ⅓, L_1 an der Basis des Stieles, von Pinnacula entspringend. Kremaster in Lateralsicht keilförmig.

Raupe an den Blättern von *Actea spicata*, Verpuppung in einem Erdkokon, die Puppe überwintert, monovoltin. Gebirgswälder und Schluchten, lokal.

Diskussion

Die in der vorliegenden Arbeit behandelten Tribus (nach Herbulot 1962—1963 und Leraut 1980) und Gattungen sind auch hinsichtlioch ihres Puppenbaus im allgemeinen gut charakterisiert und abgrenzbar, das von diesen Autoren benützte System also auch unter puppenmorphologischen Gesichtspunkten weitaus zutreffender als z. B. das von Forster-Wohlfahrt (1981) verwendete.

Die von Herbulot aufgestellten oder neu abgegrenzten Gattungen, wie *Melanthia*, *Pareulype*, *Spargania*, *Rheumaptera* und *Euphyia*, sind puppenmorphologisch ebenfalls sehr gut definiert, wie auch die Stellung der Gattung *Baptria* zwischen *Perizoma* und *Eupithecia* Curtis gut begründet ist. Dasselbe gilt weitgehend für die Herbulotsche Auffassung der Gattung *Perizoma*, mit folgender Ausnahme: *P. incultaria* weicht von den übrigen Arten dieser Gattung puppenmorphologisch so stark ab, daß vielleicht für sie eine besondere Gattung in Betracht käme. In der Tribus Rheumapterini kann man anhand der Puppenmerkmale zwei Gattungsgruppen unterscheiden: die erste umfaßt die Gattungen *Horisme*, *Melanthia* und *Spargania*, die zweite *Pareulype*, *Rheumaptera*, *Triphosa* und *Philereme*. Für die zweite Gruppe sind besondere, auffällige Strukturen (Rinnen, Leisten, große, dicht stehende Grübchen) an der beweglichen Stelle des Abdomens, der Basis des 5. Segmentes, charakteristisch. Dort erfolgen bei Störung der Puppe heftige kreisende Bewegungen des Abomenendes, die möglicherweise die Puppe bedrohende Prädatoren abschrecken sollen. Da durch die erwähnten Strukturen die Reibungsfläche zwischen dem 4. und 5. Segment recht rauh wird, liegt außerdem die Hypothese nahe, daß gleichzeitig gewisse Geräusche erzeugt werden, die den Abschreckeffekt der Kreisbewegungen steigern könnten. Ähnliche Gebilde an der Basis des 5. Abdominalsegmentes findet man ebenfalls häufig bei der Unterfamilie Ennominae — bei den Tribus Abraxini, Semiothisini, Bistonini und Boarmiini — und außerhalb der Familie Geometridae noch bei den Sphingidae. Es handelt sich hier also um eine Struktur, die bei mehreren, wenig oder nicht verwandten Gruppen unabhängig, also konvergent entstanden ist.

Bei den Tribus Rheumapterini (z. T.) und Operophterini sowie bei *Perizoma* (und außerdem bei den Lobophorini, vielen Ennominae, Brephinae und Alsophilinae und außerhalb der Familie Geometridae z. B. bei der Gattung *Cymatophorima* Spuler, 1908 der Thyatirinae sowie bei manchen Sphingidae) findet man die Borsten D_2 dornartig umgebildet und an dem ± stielartig verlängerten Kremasterende einander ankerartig gegenübergestellt. Auf diese Weise übernimmt der Kremaster bei den im Boden ruhenden Puppen vornehmlich eine Stützfunktion und verliert seine Haftfunktion (vgl. Patočka 1978). Parallel hiermit verschwinden allmählich die übrigen hakenförmigen Borsten, deren Haftfunktion im Boden nicht mehr nötig ist. Verschiedene Stufen dieses Prozesses findet man z. B. bei der Gattung *Perizoma*.

Eine besondere Form des ankerartigen Kremasters, der stark verkürzt und dadurch wohl an einen sehr engen Erdkokon adaptiert ist, findet man (bei überraschender Ähnlichkeit seines Baues) bei den nicht sehr nah verwandten Gattungen *Alsophila* Hübner, 1825, *Theria* Hübner, 1825 und *Operophtera* Hübner, 1825, und in einer stärker abweichenden Form auch bei *Archiearis* Hübner, 1823.

Auch diese Kremaster-Umbildungen sind also als Anpassung an eine ähnliche Funktion konvergent entstanden und dürfen somit nicht zur Beurteilung von Verwandtschaftsbeziehungen herangezogen werden.

Alle oben erwähnten Taxa kann man anhand der Puppenmerkmale gut unterscheiden und bestimmen, was für verschiedene biologische Fachgebiete auch von praktischer Bedeutung ist.

Dank

Vielen Fachkollegen, die durch Überlassung von Puppenmaterial die Sammlung des Autors vervollständigt haben, sei an dieser Stelle herzlichst gedankt, ebenso dem Museum für Naturkunde der Alexander v. Humboldt-Universität in Berlin (Dr. W. Mey), dem Zoologischen Museum der Universität Kopenhagen (O. Karsholt) sowie dem Naturhistorischen Museum Wien (Dr. M. Lödl) für die Ausleihe von Puppen zum Studium. Herrn Dr. D. Stüning, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, danke ich ganz besonders für die kritische Durchsicht und sprachliche Überarbeitung des Manuskriptes, Frau U. Bräunig, ebenfalls ZFMK, für die Übertragung auf Datenträger.

Zusammenfassung

Die Puppen der mitteleuropäischen Hydriomenini, Rheumapterini, Euphyini, Operophterini und Perizomini (Lepidoptera, Geometridae — 40 Arten aus 13 Gattungen) werden beschrie-

ben und abgebildet, Bestimmungstabellen der Arten sowie einige Angaben zur Bionomie und zum Lebensraum werden beigefügt. Das derzeitige System (der mitteleuropäischen Arten) dieser Tribus wird anhand puppenmorphologischer Kriterien diskutiert.

Literatur

Forster, W. & T. A. Wohlfahrt (1981): Die Schmetterlinge Mitteleuropas, 5, Spanner (Geometridae). — Franckh'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart: 1—311.

Herbulot, C. (1962, 1963): Mise a jour de la liste des Geometridae de France. — Alexanor 2: 117—124, 2: 147—154, 3: 17—24, 3: 85—93.

Khotko, E. I. (1977): A key to the spanpupae (Lepidoptera, Geometridae). — Ak. Sci. Beloruss. SSR, Minsk: 1—80.

Leraut, P. (1980): Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse. — Alexanor, Supplément: 1—334.

McGuffin, W. C. (1967—1981): Guide to the Geometridae of Canada. — Mem. Ent. Soc. Can. 50: 1—103, 86: 1—159, 101: 1—191, 117: 1—153.

Mosher, E. (1916): A classification of the Lepidoptera based on characters of the pupa. — Bull. Ill. St. Lab. Nat. Hist. 12: 1—158.

Patočka, J. (1978): Zur Puppenmorphologie und -taxonomie der Unterfamilie Ennominae, insbesondere der Tribus Bistonini (Lepidoptera, Geometridae). — Acta Soc. Zool. Bohemoslov. 42: 143—151.

Patočka, J. (1980—83): Beitrag zur Puppentaxonomie der mitteleuropäischen Larentiinae (Lepidoptera, Geometridae). — Biológia (Bratislava) 35: 97—109, 36: 583—593, 37: 559—570, 38: 117—131.

Patočka, J. (1990): Die Puppen der mitteleuropäischen Schmetterlinge. Die Familien Drepanidae und Notodontidae (Lepidoptera). — Acta Rerum Naturalium Musei Nationalis Slovaci (Bratislava) 26: 61—105.

Patočka, J. (1994): Die Puppen der Spanner Mitteleuropas (Lepidoptera, Geometridae). Charakteristik, Bestimmungstabelle der Gattungen. — Tijdschr. v. Ent. 137: 27—56.

Patočka, J. (im Druck): Die Puppen der Spanner (Lepidoptera, Geometridae) Mitteleuropas. Unterfamilie Larentiinae, Tribus Lythriini, Xanthorhoini, Larentiini und Cidariini. — Dtsch. Ent. Z. N. F.

Doz. RNDr. Jan Patočka DrSc., Institut für Waldökologie, 960 53 Zvolen, Rep. Slowakei.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 45	H. 3—4	S. 259—263	Bonn, Mai 1995

New synonyms and a key to species of *Plethysmochaeta* Schmitz (Diptera, Phoridae)

R. H. L. Disney

Abstract. Recognition of the species of *Plethysmochaeta* Schmitz, 1924 has been hindered by most being only known in one sex and by considerable variations in the sizes of species. *P. molluscivora* (Schmitz, 1916) is synonymised with *P. trinervis* (Schmitz, 1915); *P. semilutea* Schmitz, 1953 is synonymised with *P. couvreuri* Schmitz, 1953; *P. fulgens* Beyer, 1965 is synonymised with *P. vectabilis* (Brues, 1913). A key to species is provided.

Key words. Diptera, Phoridae, *Plethysmochaeta*, synonyms, key.

Introduction

Mrs Mfon Ekanem (University of Uyo, Nigeria) asked me to identify some Phoridae reared from fish baits exposed near Uyo in 1991. These represented three species, *Megaselia scalaris* (Loew), *Puliciphora borinquenensis* Wheeler and a species of *Plethysmochaeta* Schmitz, 1924. However the two sexes of the latter appeared to belong to two different species, when taken through the literature.

The distinctive genus *Plethysmochaeta* Schmitz is covered by the recent key to world genera (Disney 1994). There is a marked sexual dimorphism in the genus. However, most species of *Plethysmochaeta* have been described from one sex only. Furthermore, the adults tend to exhibit a considerable variation in size, related to the saprophage habits of the larvae. This variation in size is correlated with some allometric affects. The consequence of these facts is that the taxonomy of the genus is in a somewhat confused state.

In order to progress, type material was examined in the Museum Alexander Koenig, Bonn, through the cooperation of Dr H. Ulrich, and further material was borrowed from the Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, through the cooperation of Dr Eliane De Coninck.

The resolution of the identity of Mrs Ekanem's specimens has resulted in the recognition of three new synonyms. These are proposed below, along with a new key to species.

My work on Phoridae is currently funded by the Isaac Newton Trust (Trinity College, Cambridge) and the Leverhulme Trust (London).

Notes on species

Plethysmochaeta couvreuri Schmitz, 1953

Plethysmochaeta couvreuri Schmitz, 1953: 298, Holotype ♀, ZAIRE (CONGO): Kibali-Ituri, Mont. Hawa (Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren) [Examined].
Plethysmochaeta semilutea Schmitz, 1953: 308. Holotype ♀, ZIMBABWE (SOUTH RHODESIA): Harare (Salisbury) (Museum Alexander Koenig, Bonn) [Examined]. Syn. nov.

Schmitz (1953) did not indicate any obvious difference between the females of *P. couvreuri* and *P. semilutea*, apart from the larger size of the latter and shorter bristles on the fused abdominal tergites 5 & 6. However, a paratype of *P. couvreuri* is significantly larger than the holotype and the holotype of *P. semilutea* is only fractionally larger than this paratype; the wing length of the former being 2.2 mm and the latter 2.7 mm. A paratype of *P. semilutea*, however, is well within the size range of *P. couvreuri*. At the other extreme I have a female *P. couvreuri* from the Kruger National Park, Transvaal, South Africa (collected at an impala carcass in January 1979, by L. Braack) whose wing is only 1.7 mm long.

With regard to the supposed lack of long bristles on tergite 5/6 of *P. semilutea*, it is apparent in the paratype examined that these bristles are absent in the specimen, but their enlarged sockets are discernible with critical lighting. Evidently these bristles had been lost by the specimens in the type series, probably during capture or subsequent handling.

I conclude that *P. semilutea* is only the larger end of the spectrum of variation in size in *P. couvreuri*, the other minor differences being allometric effects. Accordingly *P. semilutea* is synonymised with *P. couvreuri*.

Plethysmochaeta nobilis Schmitz, 1933

Plethysmochaeta nobilis Schmitz, 1933: 44. Holotype ♀, JAVA, Bogor (Buitenzorg) (Museum Alexander Koenig, Bonn) [Examined].

The female of this species is close to *P. couvreuri*. The male is distinctive (see key below).

Plethysmochaeta trinervis (Schmitz, 1915)

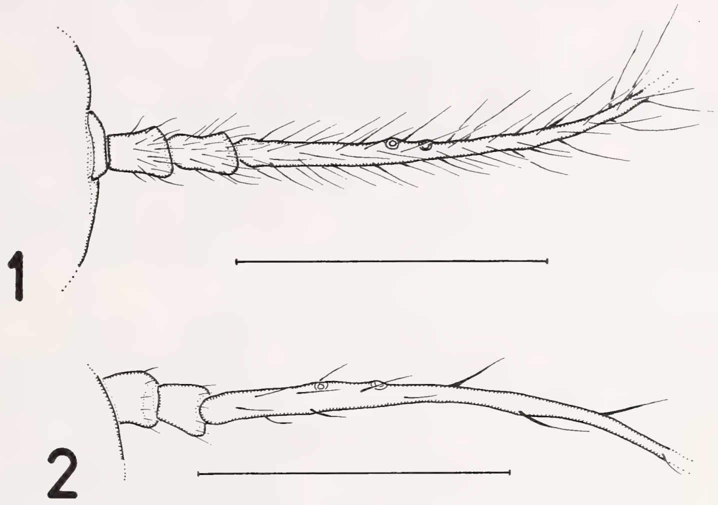
Hypocera trinervis Schmitz, 1915: 498. Holotype ♂, ZAIRE (CONGO): Kisangani (Stanleyville) (Museum Alexander Koenig, Bonn) [Examined].
Hypocera molluscivora Schmitz, 1916: 7. Holotype ♀, ZAIRE (CONGO): Avakubi, Ht. Ituri (in J. Bequaert Collection) [Not examined, but paratype examined]. Syn. nov.
Plethysmochaeta trinervis (Schmitz, 1915) Schmitz, 1924: 150.

The series reared in Nigeria by Mrs Ekanem allows the correct association of the males and females of this species. The result is that *P. molluscivora* becomes a synonym of *P. trinervis*.

Plethysmochaeta vectabilis (Brues, 1913)

Hypocera vectabilis Brues, 1913: 336. Type series ♂♂ ♀♀, ETHIOPIA (ABYSSINIA): Harrar. [Holotype destroyed. ♂ & ♀ paratypes in Museum Alexander Koenig, Bonn, examined].
Plethysmochaeta vectabilis (Brues, 1913) Schmitz, 1924: 150.
Plethysmochaeta fulgens Beyer, 1965: 24. Holotype ♀, ZAIRE (CONGO): Mayumbu (Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren) [Examined]. Syn. nov.

Most specimens of the type series were destroyed in a fire in 1956, in the Hungarian National Museum. Fortunately a few paratypes had been deposited in the Schmitz collection. The latter were redescribed by Schmitz (1958a), who emphasised the strongly shining frons. This seems to have been overlooked by Beyer (1965), who singled out this feature as being unique to *P. fulgens*, in this genus. Beyer also failed to indicate the variation in size in the type series of this species, and only gives the wing measurements for one of the largest of his specimens. I have no hesitation in synonymising *P. fulgens* with *P. vectabilis.*



Figs 1—2: *Plethysmochaeta* females, bases of aristas. 1, *P. nobilis*, 2, *P. couvreuri* (Scale bars = 0.1 mm).

A provisional key to *Plethysmochaeta* species

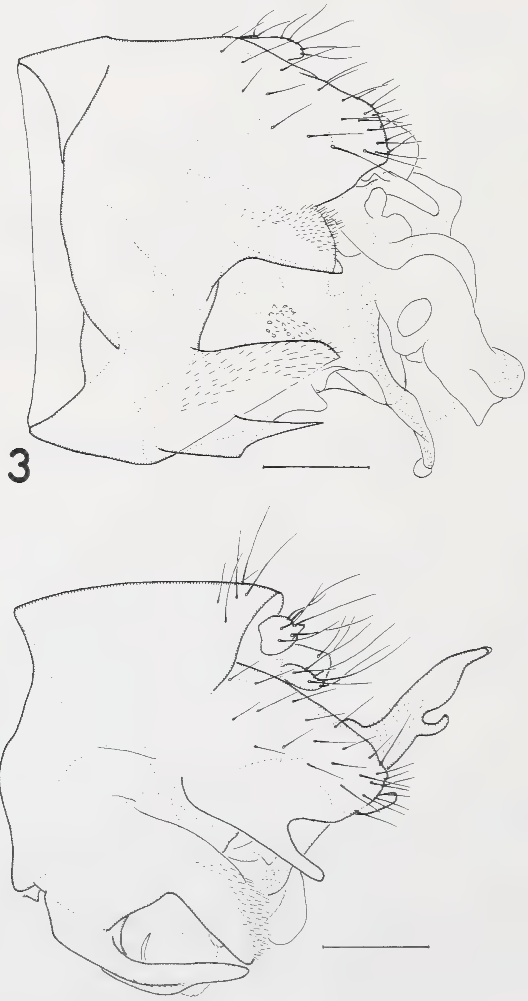
1. Females 2
   — Males 7
2. Hind femur dark brown, as hind tibia 3
   — Hind femur mainly yellowish brown or largely dusky yellow. When yellowish brown the femur is generally paler than hind tibia 5
3. No cheek bristles. (Malaysia) .... *bicolor* (Brues, 1905)
   — At least three bristles on each cheek 4
4. Basal, swollen, section of third segment of arista more densely haired (Fig. 1). (Java) .... *nobilis* Schmitz, 1933
   — Basal section of third segment of arista more sparsely haired (Fig. 2). (S. Africa, Zaire, Zimbabwe) .... *couvreuri* Schmitz, 1953
5. Frons devoid of microtrichia (i. e. shining). (Ethiopia, Zaire) . *vectabilis* (Brues, 1913)
   — Frons with dense microtrichia (i. e. dull), at least in upper half and antero-laterally 6
6. Hind femur narrowly brown along dorsal edge and more broadly so along ventral edge. Hind tibia dark brown. (Kenya, Liberia, Nigeria, Zaire) .... *trinervis* (Schmitz, 1915)
   — Hind femur not brown along ventral edge in basal half and in distal half a brown transverse band links the dorsal and ventral bands. Hind tibia pale brown. (Liberia) .... *marmorata* Schmitz, 1929
7. Hind femur and tibia dark brown .... [*bicolor* (Brues)] and *couvreuri* Schmitz
   Note: The male of *P. bicolor* is not known, but probably keys out here. The rear margin of abdominal tergite 5/6 of *P. couvreuri* has only two weak bristles in the middle.

— Hind femur mainly dusky yellow, but with brown pigment along dorsal edge in apical third or more. Hind tibia dusky yellow. (With four or more strong bristles at rear of abdominal tergite 5/6 in middle) 8

8. Frons devoid of microtrichia (i. e. shining). (Hypopygium figured by Schmitz, 1958 a) .... *vectabilis* (Brues)

— Frons with dense microtrichia (i. e. dull) at least in upper half and antero-laterally 9

9. Haltere knob largely brown or greyish brown. Epandrium brown. Rear of abdominal tergite 5/6 with four bristles (the outer pair being clearly shorter than inner pair) 10



Figs 3—4: *Plethysmochaeta* males, left faces of hypopygia. 3, *P. trinervis*, 4, *P. tripartita*. (Scale bars = 0.1 mm).

— Haltere knob pale yellow. Epandrium pale yellowish brown. Rear of abdominal tergite 5/6 with six bristles .... *nobilis* Schmitz

10. Hypopygium as Fig. 3 .... *trinervis* (Schmitz)

— Hypopygium as Fig. 4. (Angola, Kenya) .... *tripartita* Schmitz, 1958b
Note: This is probably the "missing" male of *P. marmorata.*

Zusammenfassung

Die Gattung *Plethysmochaeta* Schmitz, 1924 war bisher unzureichend bearbeitet, was Umfang und Abgrenzung der Arten betrifft. Dies ist mit beträchtlicher intraspezifischer Größenvariation und damit zu erklären, daß die meisten Arten nur in einem Geschlecht bekannt waren. Auf Grund der Untersuchung neuen Materials und der Typen werden folgende Arten synonymisiert: *P. molluscivora* (Schmitz, 1916) mit *P. trinervis* (Schmitz, 1915), *P. semilutea* Schmitz, 1953, mit *P. couvreuri* Schmitz, 1953 und *P. fulgens* Beyer, 1965 mit *P. vectabilis* (Brues, 1913). Eine Tabelle zur Bestimmung der Arten wird gegeben.

References

Beyer, E. M. (1965): Phoridae (Diptera Brachycera). — Exploration du Parc National Albert, Mission G. F. de Witte (1933—1935) 99: 1—211.

Brues, C. T. (1905): Phoridae from the Indo-Australian Region. — Annls hist.-nat. Mus. natn. hung. 3: 541—555.

Brues, C. T. (1913): A new species of Phoridae reared from dried Coleoptera. — Annls hist.-nat. Mus. natn. hung. 11: 336—338.

Disney, R. H. L. (1994): Scuttle Flies: The Phoridae. — Chapman & Hall, London, xii + 467 pp.

Schmitz, H. (1915): Neue Beiträge zur Kenntnis der myrmecophilen und termitophilen Phoriden (No. 2—15). — Dt. ent. Z. 1915: 465—507.

Schmitz, H. (1916): Neue Phoriden aus Belgisch-Congo, gesammelt von Dr. Josef Bequaert. — Zoöl. Meded. Leiden 2: 1—10.

Schmitz, H. (1924): Mitteilungen über allerlei Phoriden. — Natuurhist. Maandblad 13: 148—150.

Schmitz, H. (1929): Zur Kenntnis einiger von Dr. Jos. Bequaert gesammelter afrikanischer Phoriden. — Rev. Zool. Bot. afr. 18: 37—43.

Schmitz, H. (1933): Zwei neue exotische Phoriden (Diptera). — Natuurhist. Maandblad 22: 34—36, 43—44.

Schmitz, H. (1953): Ueber die Gattung *Plethysmochaeta* Schmitz, mit Beschreibung neuer Arten (Diptera, Phoridae). — Rev. Zool. Bot. afr. 47: 297—310.

Schmitz, H. (1958a): Zur naeheren Kenntnis von *Plethysmochaeta vectabilis* (Brues) (Diptera, Phoridae). — Studia ent. 1: 259—264.

Schmitz, H. (1958b): Acht neue und einige bekannte Phoriden aus Angola und dem Belgischen Kongo (Phoridae, Diptera). — Publcoes cult. Co. Diam. Angola, Lisboa 40: 13—61.

Dr R. H. L. Disney, Field Studies Council Research Fellow, University Department of Zoology, Downing Street, Cambridge, England.

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D 53113 Bonn.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&“ an Stelle von „und“. Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.
Eisentraut, M. & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.
Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

[English version in the next number]

Bonner zoologische Beiträge
Band 45, Hefte 3—4, 1995

INHALT

The staggered marsupial third lower incisor: hallmark of cohort Didelphimorphia, and description of a new genus and species with staggered i3 from the Albian (Lower Cretaceous) of Texas
P. Hershkovitz 153

Archaeodesmana Topachevski & Pashkov, the correct name for *Dibolia* Rümke, a genus of fossil water moles (Mammalia: Talpidae)
R. Hutterer.. 171

Morphological and molecular data against the monophyly of Dendromurinae (Muridae: Rodentia)
C. Denys, J. Michaux, F. Catzeflis, S. Ducrocq & P. Chevret.. 173

Hemisus marmoratus (Peters, 1854) (Anura: Hemisotidae), Fortpflanzungsstrategien eines Savannenfrosches
M.-O. Rödel, M. Spieler, K. Grabow & C. Böckheler 191

Zur Bockkäferfauna von Togo I. Parandrinae, Prioninae, Cerambycinae (Col., Cerambycidae)
K. Adlbauer & R. Mourglia 209

Studies on Cydnidae of the Australian Region V. The genus *Chilocoris* Mayr in Australia, Tasmania and Moluccas (Heteroptera)
J. A. Lis 225

Die Puppen der Spanner (Lepidoptera, Geometridae) Mitteleuropas. Unterfamilie Larentiinae, Tribus Hydriomenini, Rheumapterini, Euphyini, Operophterini und Perizomini
J. Patočka.. 231

New synonyms and a key to species of *Plethysmochaeta* Schmitz (Diptera, Phoridae)
R. H. L. Disney.. 259

This journal is printed on acid-free paper.

HECKMAN
BINDERY INC.
APR 97
Bound -To -Please® N. MANCHESTER,
INDIANA 46962

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01257 3622